

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

DIPLOME D'ETUDES APPROFONDIES DE BIOLOGIE VEGETALE

OPTION: BOTANIQUE TROPICALE APPLIQUEE

LE CACAOYER, THEOBROMA CACAO L.

MODELISATION DE SON ARCHITECTURE ET DE SA CROISSANCE

Exemple de l'hybride UPA402*C410

Réalisé au Laboratoire de Modélisation du CIRAD-GERDAT

par

Isabelle MIALET

Soutenu le 11 octobre 1990 devant la commission d'examen

Jury:MM. M. BOMPAR
M. CABALLE
M. EDELIN
M. HALLE
M. DE REFFYE

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier vivement:

Messieurs J.L. Bompar, G. Caballé, C. Edelin et F. Hallé d'avoir pris le temps de lire ce mémoire et de l'avoir jugé.

Philippe de Reffye, pour le grand intérêt qu'il a porté à la réalisation de ce travail, pour m'avoir suivie pendant ces deux dernières années au sein du Laboratoire de Modélisation, pour ces encouragements et son optimisme permanent.

René Lecoustre pour ses remarques judicieuses au moment de la mise en forme de ce mémoire.

Evelyne Costes, Yves Caraglio pour leurs conseils tout au long de ma formation au sein du laboratoire, pour m'avoir aidée à me familiariser avec la méthode de mesures des arbres.

Eric Elguero, pour avoir élaboré un programme d'analyse adapté à l'architecture du cacaoyer, pour ces explications capitales à la compréhension mathématique des phénomènes observés.

L'ensemble de l'équipe du laboratoire de Modélisation, pour leurs conseils quotidiens aussi bien en botanique qu'en informatique.

Monsieur Izard, Directeur de l'IRCC en Côte d'Ivoire, **Jacques Defgnée, Jean-Louis Pradon**, pour avoir veillé à ce que ma mission à Divo se déroule dans les meilleures conditions.

Philippe Bastide, pour m'avoir aidée à mieux connaître le cacaoyer, sur le terrain.

Tous les cadres de l'IRCC rencontrés en Côte d'Ivoire ainsi que leur famille pour leur gentillesse.

SOMMAIRE

	pages
I/ <u>Introduction</u>	1
II/ <u>Modélisation et simulation de l'architecture des plantes</u>	2
2.1. Historique.....	2
2.2. La modélisation stochastique.....	3
2.2.1. Principe.....	3
2.2.2. Processus de croissance, de mortalité et de ramification....	4
a. La croissance.....	4
b. La mortalité.....	5
c. La ramification.....	6
2.2.3. Etapes de la méthode.....	7
2.2.4. Rappels des lois mathématiques utilisées.....	7
a. Loi de Poisson. Processus de Poisson.....	7
b. Loi binomiale. Processus binomial.....	8
2.3. La simulation.....	9
III/ <u>L'architecture du cacaoyer</u>	10
3.1. Morphologie du cacaoyer.....	10
3.1.1. La plantule.....	10
3.1.2. L'arbre adulte.....	11
a. Le tronc (A1).....	11
b. Apparition de la plagiotropie.....	12
c. La couronne, les axes feuillés et ramifiés plagiotropes...	13
d. La floraison.....	15
3.1.3. L'arbre vieillissant.....	16
3.2. Résumé du développement de l'arbre.....	17
3.3. La croissance rythmique.....	18
3.4. Influences des facteurs climatiques.....	20
3.4.1. La température.....	20
3.4.2. L'humidité.....	21
3.4.3. La lumière.....	21

IV/ <u>Observations quantitatives, méthode d'analyses</u>	22
4.1.Présentation du matériel étudié.....	23
4.2. Observations.....	23
4.2.1. Suivi de croissance.....	23
4.2.2. Relevés statiques.....	24
4.3. Mise en forme des fichiers, Analyse des données.....	24
V/ <u>Résultats quantitatifs, interprétations</u>	25
5.1. La croissance.....	25
5.1.1.Sur le tronc.....	25
a. Le suivi de croissance.....	25
a.1. Cinétiques de croissance.....	25
a.2. Les accroissements.....	26
a.3. Liaison moyenne-variance.....	28
b. Les lois de croissance, caractérisation du processus.....	29
b.1. Loi du nombre d'uc/module.....	29
b.2. Loi du nombre d'en/uc.....	30
b.3. Apparition de la plagiotropie.....	33
b.3.1. Loi du nombre d'en de l'uc portant la couronne	33
b.3.2. Loi du nombre d'uc par super-module.....	34
b.3.3. Loi du nombre de modules/super-module.....	34
b.3.4. Simultanéité entre modules.....	35
5.1.2. Sur les plagiotropes.....	36
a. Les branches mantresses (A2).....	36
a.1. Nombre moyen de rameaux (A2) par couronne.....	36
a.2. Loi du nombre d'uc/module.....	36
a.3. Loi du nombre d'en/uc.....	38
b. Les rameaux (A3), (A4).....	39
b.1. Nombre d'uc/module.....	39
b.2. Nombre d'en/uc.....	40
5.1.3. Synthèse.....	41

5.2. La ramification.....	42
5.2.1. Sur le tronc.....	42
a. Probabilités de ramification des uc.....	42
b. Probabilités de ramifications au niveau des noeuds.....	43
c. Mise en place du 2ème super-module.....	44
5.2.2. Sur les plagiotropes.....	45
a. Probabilités de ramification des uc.....	45
b. Probabilité de ramification au niveau des noeuds.....	46
c. Résumé de la localisation de la ramification.....	46
 VI/ <u>Conclusions, Critiques des résultats, Perspectives</u>	47
 Bibliographie.....	50

INTRODUCTION

I/ INTRODUCTION

Le cacaoyer appartient à la famille des Sterculiaceae, et au genre Theobroma. L'espèce Theobroma cacao a une importance économique certaine. Cependant d'autres genres tels que Brachychiton, Sterculia, Cola sont cultivés ou utilisés comme plantes ornementales.

La culture du cacaoyer a été développée sur les continents américain, asiatique et africain.

Devant l'étendue de sa culture, il paraît indispensable et intéressant de connaître le fonctionnement de ce petit arbre originaire du sous-bois des forêts humides de l'Amazonie, qui présente un port végétatif tout à fait particulier, et à première vue, un degré complexe d'organisation.

Ce travail entre dans le cadre de la modélisation de l'architecture aérienne et de la croissance du cacaoyer. Le but de la modélisation est de mieux comprendre le fonctionnement de cette plante et de quantifier son fonctionnement à l'aide de paramètres calculés à partir de mesures fines.

L'étude a porté sur l'hybride UPA402*C410, résultat du croisement entre un descendant de forastero haut-amazonien (UPA402) et un trinitario (C410). Les mesures se sont déroulées en Côte d'Ivoire, pendant 3 mois 1/2 du 31.07.89 au 13.11.89, à Divo, sur une des stations de l'Institut de Recherche sur le Café et le Cacao, département du CIRAD.

L'analyse des données a été faite au Laboratoire de Modélisation du GERDAT-CIRAD.

CHAPITRE II

MODELISATION ET SIMULATION DES PLANTES

II/ MODELISATION ET SIMULATION DE L'ARCHITECTURE DES PLANTES

2.1. Historique

Une première étape importante fut l'analyse architecturale (HALLE, OLDEMAN et TOMLINSON 1978) rendant compte de la forme de l'arbre. Elle repose sur quatre points d'étude: le mode de croissance, le mode de ramification, la position de la sexualité et la différenciation morphologique des axes.

24 modèles ont été ainsi définis. Chacun représente une stratégie de croissance. On a ainsi des images moyennes résumant toutes les séries d'architecture par lesquelles passe une espèce au cours de sa vie.

A une échelle plus fine, une représentation ordonnée et séquentielle des différents types d'axes est donnée par l'unité architecturale (BARTHEMELY, EDELIN, HALLE 1989) représentative d'une espèce.

Toutes ces analyses reposent sur l'exploitation de données qualitatives.

Des études complémentaires permettent de réunir des données quantitatives, source d'informations importantes. Leur exploitation passe par l'utilisation d'outils mathématiques débouchant sur la modélisation qui rend compte de la variabilité observée sur le terrain.

Deux courants existent:

Le premier courant se base sur un modèle théorique confronté par la suite au réel: c'est la modélisation logique.

Le second se base sur des observations au préalable faites sur le terrain. COHEN (1967), FISHER et HONDA (1977), DE REFFYE (1979), BUIS et al (1983) appartiennent à ce deuxième courant.

Le modèle mis au point par Ph. de REFFYE (1979) est l'outil utilisé dans ce travail.

2.2. La modélisation stochastique

2.2.1. Principe

La méthode de Ph. de Reffye essaie de se rapprocher le plus possible de la notion de "modèles architecturaux", dans le sens où à partir de la variabilité naturelle qualitative et quantitative, elle essaie de remonter aux processus biologiques de croissance à l'origine de cette variabilité.

Les processus en cause sont caractérisés par des paramètres indépendants du temps réel.

Concrètement l'arbre est construit à partir du fonctionnement de ses méristèmes.

Les paramètres mesurés sont, par exemple, les nombres d'entre-noeuds. Ils sont les marqueurs morphologiques qui nous renseignent sur l'histoire biologique vécue par le rameau.

La distribution statistique de ces paramètres est le résultat du fonctionnement aléatoire du méristème qui les a engendré. Ce fonctionnement peut être donc relié à des processus stochastiques, fruits du hasard, caractérisés par une ou des variables aléatoires.

A un instant t , un méristème est soit - dormant.

- en état de croissance.

- mort.

Chacun de ces états est caractérisé par une probabilité évoluant avec l'âge de la plante. Ph. de Reffye suppose que deux méristèmes ayant le même âge, la même position, le même ordre, ont des probabilités identiques. Ceci est vrai pour un arbre jeune.

Pour gérer ce système (plusieurs états possibles....), de Reffye a imaginé l'existence d'une horloge interne à la plante.

D'un point de vue probabiliste, le fonctionnement du méristème est équivalent à une série de tests qui contrôlent le déroulement des processus de dormance, de croissance, de mortalité.

Chaque "top" de l'horloge est assimilé à un test d'accroissement.

L'horloge permet ainsi de faire fonctionner simultanément et de façon aléatoire tous les méristèmes de la plante, selon leurs probabilités, avec des rythmes différents de croissance.

2.2.2. Processus de croissance, de mortalité, de ramification

Le modèle stochastique a été construit à partir de l'exemple du caféier. Cette plante fonctionne entre-noeud par entre-noeud selon un processus de croissance binomial. Toutes les données suivantes sont valables précisément pour cette plante, et ne peuvent être généralisées aux autres plantes faisant l'objet d'études qui ont permis d'affiner ce modèle de base.

a. La croissance

La croissance des rameaux est mesurée en nombre d'entre-noeuds; c'est donc l'unité de base, variable aléatoire discrète.

La période de croissance d'un méristème est égale à une série d'unités de temps. L'unité de temps est la période minimale pour permettre l'élaboration d'un nouvel entre-noeud. Elle est donc égale au plastochrone.

On peut définir la dimension (notée N) comme le nombre de tests de croissance subis par le méristème. Chaque test se traduit par un succès ou un échec. La taille est égale au nombre de succès. Elle est donnée par le nombre d'entre-noeuds mesurés.

Pour calculer la taille et la variance d'une population de tiges dont les méristèmes ont des accroissements indépendants, on suppose que les méristèmes ont tous la même dimension N et la même activité $b(N)$. Dans ce cas la taille moyenne de la population est:

$$X = \sum_{i=1}^N b(i) \text{ et la variance: } V = \sum_{i=1}^N b(i)(1-b(i)).$$

On peut écrire encore que: $X = \int b(N) dN$ et $V = \int b(N)(1-b(N)) dN$
d'où $b(N) = 1 - dV/dX$ et $dN = dX / (1 - dV/dX)$.

b. La mortalité

La production en entre-noeuds des méristèmes est régie par deux processus qui sont l'élongation et la mortalité.

On peut à tout moment relier des pourcentages de mortalité aux dimensions et estimer la probabilité de mort d'un méristème à un âge donné.

Processus de croissance et processus de mortalité sont à tout moment indépendants. On peut chercher à savoir avec quelle probabilité un méristème avorte, et s'il reste vivant, alors avec quelle probabilité il va continuer à croître et donc élaborer un nouvel entre-noeud.

Le taux de mortalité P_k , à une dimension k d'un méristème est le pourcentage de méristèmes qui parviennent à la dimension k et qui avortent au passage à la dimension $k+1$.

Le taux de viabilité C_k d'un méristème est la probabilité de passage de la dimension $k-1$ à la dimension k , sans avortement.

Soit un méristème ayant subis N tests d'accroissements. Les étapes d'avortement successives sont supposées indépendantes,

$$P(0) = 1 - C_1$$

$$P(1) = C_1(1 - C_2)$$

$$P(k) = \prod_{i=1}^k C_i(1 - C_{k+1})$$

et $P(N) = \prod_{i=1}^N C_i$, notons qu'il existe une différence entre l'activité $b(N)$ et la mortalité P_k , le manque de réussite dans le cas de l'activité concerne la taille et non la dimension, alors que P_k bloque la dimension à k .

c. La ramification

L'activité $b(N)$ est supposée égale à 1, la probabilité de viabilité égale à 1.

Pour un méristème axillaire apparu sur le $x^{\text{ème}}$ noeud de dimension X d'une tige de dimension N , trois cas sont possibles:

- on est dans le cas d'une ramification sylleptique, le rameau axillaire a une dimension $N-X$.
- dans le cas d'une ramification proleptique, le rameau axillaire se développe après une dormance k , sa dimension est $N-X-k$.
- dans le cas du $x^{\text{ème}}$ noeud ne portant aucun rameau, la dormance a une durée $N-X$.

Si a_k est la probabilité de ramification après un retard k :

-Dans le cas d'une ramification sylleptique, le $x^{\text{ème}}$ noeud a un rameau axillaire de dimension $N-X$ ou n'est pas ramifié, alors $a_k=0$.

La probabilité de ramification est donnée directement par le pourcentage de noeuds ramifiés.

-Dans le cas d'une ramification proleptique, $a_k=a$.

Un rameau axillaire ayant une dimension $N-X-k$, a une probabilité de fonctionnement de $(1-a)^k \cdot a$. Ces chances de fonctionnement sont indépendantes de la dimension.

2.2.3. Etapas de la méthode

La modélisation comporte deux étapes:

- La collecte de données est faite sous forme de croquis, sur lesquels sont reportés les nombres d'entre-nœuds, les rameaux et les points de mortalité.

Des compléments d'informations sont apportés selon la plante étudiée et ses caractéristiques.

- Les histogrammes de répartition illustrent chaque phénomène étudié (ramification, mortalité.....) pour les différentes catégories d'axes. Ils sont ajustés aux lois mathématiques les plus probables.

2.2.4. Rappels des lois mathématiques utilisées

Les deux lois les plus souvent rencontrées sont la loi de Poisson et la loi binomiale.

En découlent un processus de Poisson et un processus binomial qui modélisent des fonctionnements très différents.

a. Loi de Poisson. Processus de Poisson

Pour illustrer ce paragraphe, nous prenons l'exemple de la longueur d'une file d'attente devant un guichet.

On considère un intervalle de temps, subdivisé en sous-intervalles de temps sur chacun desquels la probabilité d'arrivée d'un client est petite. Cette probabilité est constante au cours de la durée de l'observation. Chaque sous-intervalle est assez petit pour que la probabilité d'arrivée simultanée de deux clients soit nulle. Les arrivées sont indépendantes: une arrivée dans un sous-intervalle n'affecte pas la probabilité d'une arrivée dans un autre sous-intervalle.

Le nombre d'arrivées X pendant une unité de temps donnée suit alors une loi de Poisson.

Une variable aléatoire X suit une loi de Poisson de paramètre λ , si X prend les valeurs entières $k=0,1,2,\dots$ avec les probabilités:

$$P(X=k) = e^{-\lambda} \lambda^k / k!$$

La moyenne et la variance sont égales et valent λ .

L'intervalle de temps qui sépare la mise en place de deux entre-nœuds suit une loi de poisson.

Dans le cas de l'abricotier, cet intervalle de temps est court. Il n'existe aucune gêne quant à la mise en place d'un nouvel entre-nœud préformé.

Il en résulte des distributions de poisson pour les nombres d'entre-nœuds réalisés pendant une vague de croissance.

Chez d'autres espèces, le caféier par exemple, l'intervalle de temps minimal qui sépare la mise en place de deux entre-nœuds successifs est de quinze jours au moins. Il ne peut s'agir dans ce cas d'un processus de Poisson.

b. Loi binomiale. Processus binomial

Il est utile d'associer la loi binomiale à la procédure de tirage avec remise. Une urne contient a boules blanches et b boules noires: on tire successivement n boules de l'urne en remettant la boule tirée dans l'urne après tirage. La probabilité de tirer une boule blanche reste à chaque tirage égale à $p = a/(a+b)$.

Le nombre de boules blanches obtenues après n tirages suit une loi binomiale de paramètres n et p .

Une loi binomiale est la somme de n épreuves de Bernouilli indépendantes.

Elle s'écrit sous la forme:

$$P(X=k) = C_n^k b^k (1-b)^{n-k}$$

Sa moyenne est égale à nb , sa variance à $nb(1-b)$.

On a un processus binomial si tous les méristèmes d'une plante subissent simultanément et à intervalles réguliers un test d'accroissement avec une probabilité constante de succès b .

Elle modélise le fonctionnement des méristèmes du Caféier (REFFYE 1979), de l'abricotier pour la partie préformée (CHAVANEAU 1989), du merisier (FOURNIER 1989) pour les parties préformée et néoformée d'une unité de croissance.

2.2. Simulation

La simulation de l'architecture des plantes est réalisée à partir du logiciel AMAP (Atelier de Modélisation de l'Architecture des Plantes), mis au point par Ph. de Reffye, Marc Jaeger et Pierre Dinouard au Laboratoire de Modélisation du CIRAD à Montpellier. La version actuelle en cours de développement au Laboratoire est basée sur la notion d'axe de référence. "L'axe de référence traduit les changements de fonctionnement d'un méristème qui vieillit" (REFFYE, 1990).

Le logiciel AMAP permet la simulation d'un arbre à un âge donné, en trois dimensions.

Un moteur de croissance contrôle la réalisation de l'arbre, en régissant d'une part les lois créant les organes et d'autre part la géométrie.

La construction de la plante se réalise en mode préfixé, le système explore les axes de proche en proche, noeud après noeud, en décrivant tout rameau avant de poursuivre. Il n'est donc pas tenu compte de l'enchaînement réel des événements naturels impliqués dans la croissance de l'arbre.

Pour être complet, le programme intègre les lois de croissance, de mortalité et de ramification, des paramètres géométriques et mécaniques.

Actuellement, un travail est en cours qui permettra de gérer l'influence d'événements extérieurs tels que la température sur le fonctionnement de l'arbre. La gêne entre arbres voisins et les inter-actions entre bourgeons seront abordées. Cette approche fait l'objet d'une thèse (F. Blaise) au Laboratoire de Modélisation

Les simulations réalisées des modèles mathématiques permettent de rendre compte de la variabilité naturelle des plantes.

CHAPITRE III

L'ARCHITECTURE DU CACAOYER

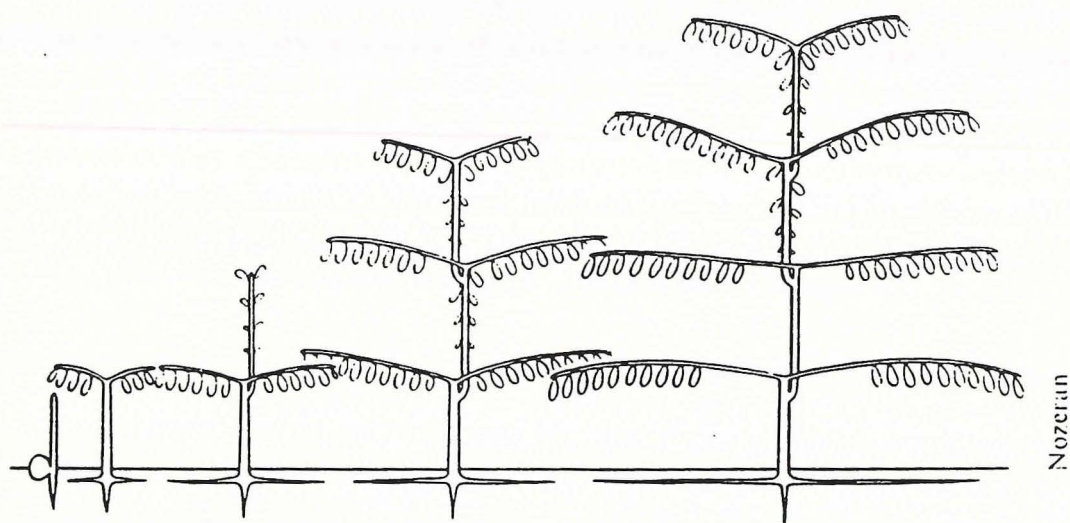


fig 1: Le modèle de Nozeran et son développement.

(Extrait de "Tropical trees and forests, HALLE, OLDEMAN, TOMLINSON 1978)

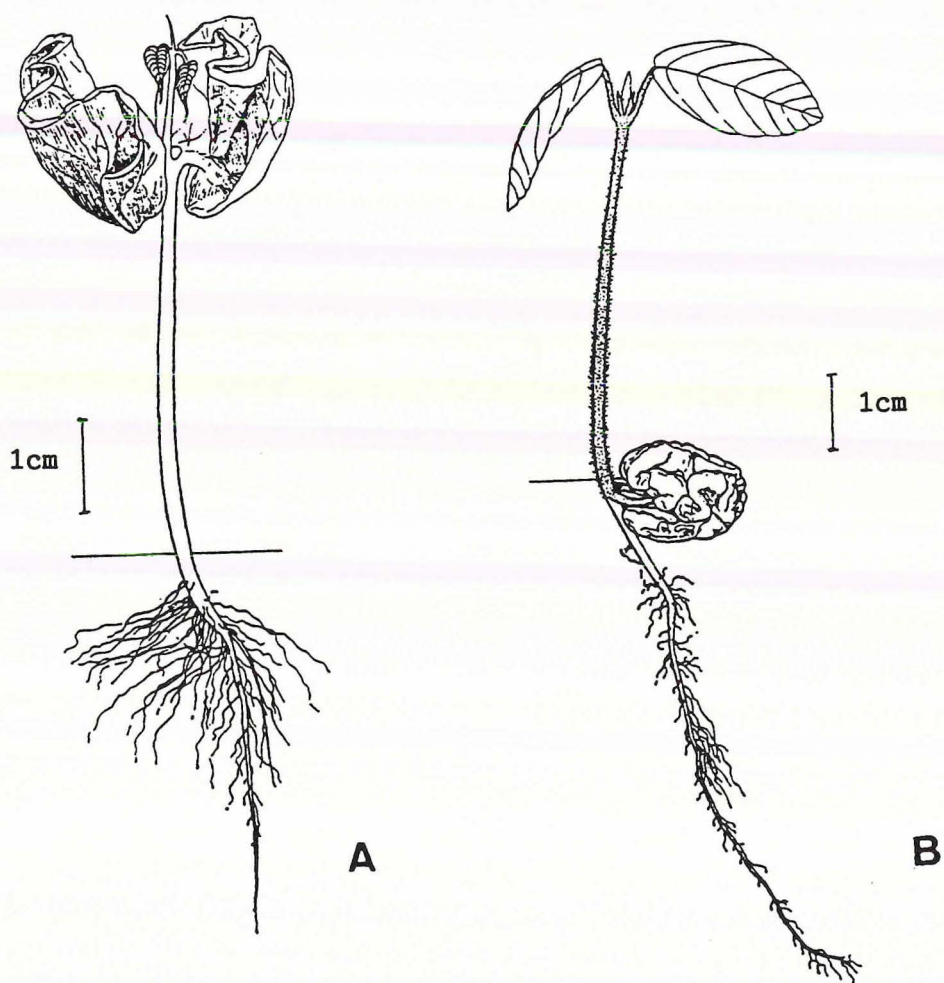


Fig.2.A: Germination épigée de *T. cacao* et *T. bernouilli*

Fig.2.B: Germination hypogée de *T. grandiflorum*.

D'après CUATRECASAS (1964)

III/ L'ARCHITECTURE DU CACAOYER

Le cacaoyer se rencontre à l'état naturel dans le sous-bois des forêts humides d'Amérique tropicale, à basses altitudes, entre 18°N et 15°S.

Par certains de ses caractères, ce petit arbre a une allure bien particulière: ses rameaux végétatifs sont dimorphes, la croissance de son tronc est limitée, et sa floraison apparaît à partir de bourgeons latents du tronc et des branches (cauliflorie).

Les cacaoyers suivent un développement conforme au modèle de Nozeran : "Le tronc présente une croissance rythmique et une structure articulée. Chaque article du tronc émet, avant de cesser sa croissance, un verticille d'axes latéraux en position subapicale."(HALLE ET OLDEMAN, 1970)(Planche 1, fig.1).

A l'état spontané, les étages inférieurs se dessèchent et meurent. L'arbre peut atteindre ainsi 8 à 10 mètres en développant 5 à 6 étages de végétations qui disparaissent au fur et à mesure qu'un nouvel étage se développe.

A l'état cultivé, on taille une partie des articles orthotropes. L'arbre ne dépasse pas 5 mètres. Ceci facilite la récolte manuelle des cabosses mûres.

3.1. Morphologie du cacaoyer

3.1.1. La plantule

Les graines dans les cabosses sont protégées par le mucilage, qui contient des substances inhibant la germination.

La graine placée dans un sol frais, germe au bout de quelques jours.

Suivant les espèces la germination est hypogée ou épigée (CUATRECASAS, 1964)(Planche 1, fig.2).. Elle est épigée dans le cas de T. cacao. La radicule se développe en premier et les cotylédons s'étalent à environ 3 cm du sol.

Les quatre premières feuilles apparaissent sur une zone à entre-nœuds courts, et sont opposées deux à deux. Aucun bourgeon n'est alors visible à leur aisselle.

Planche 2

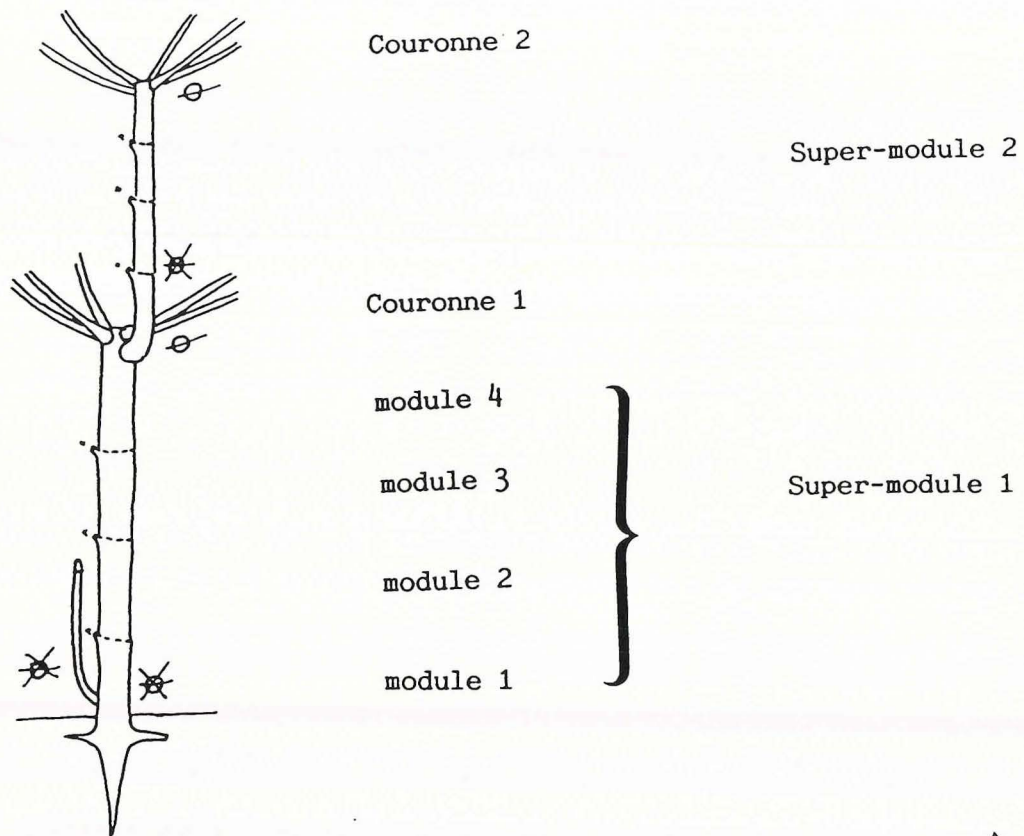


Fig.1: Schéma d'un arbre adulte

d'après CUATRECASAS (1964).

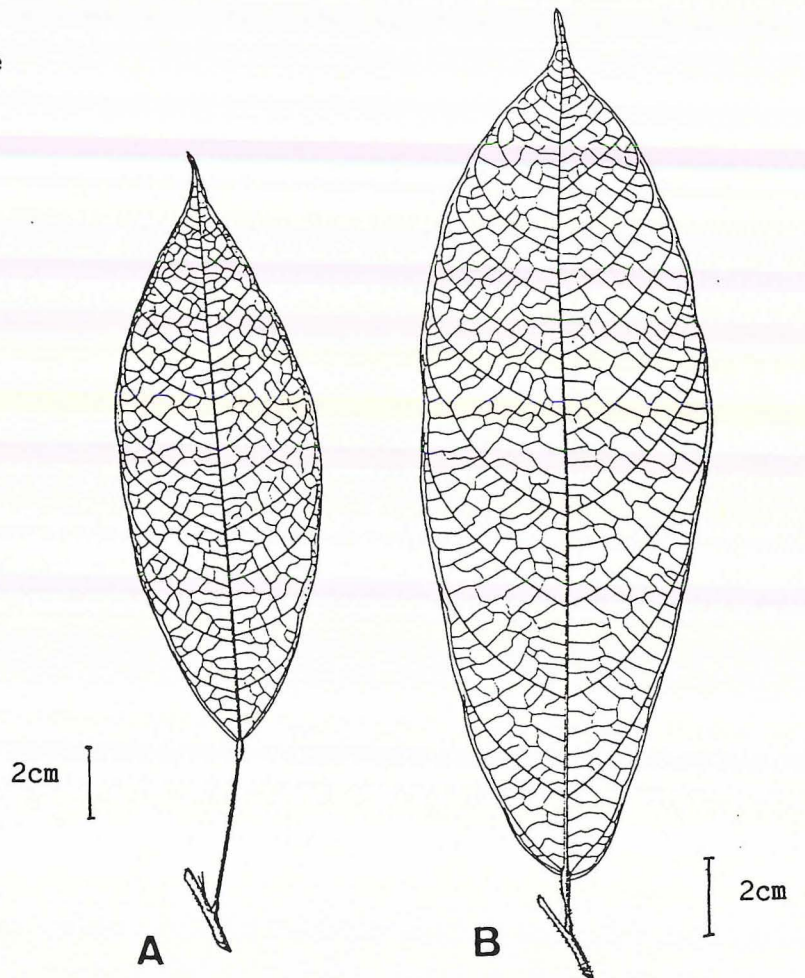


fig 2.A: Feuille assimilatrice sur un rameau orthotrope.

fig 2.B: Feuille assimilatrice sur un rameau plagiotrope.

Au bout de six semaines, la phyllotaxie définitive est installée. Les feuilles sont disposées selon une spirale, et portent à leur aisselle des bourgeons visibles.

3.1.2. L'arbre adulte

a. Le tronc (A1)

Le tronc est fait d'un empilement de **super-modules**^{*}, orthotropes et feuillés. Chaque super-module est la partie du tronc comprise entre deux couronnes (Planche 2, fig.1). Il est constitué d'un nombre variable de **modules**.

Le module est la portion d'axe mise en place entre la vie et la mort du méristème édificateur. La mort de l'apex est une cause d'arrêt de l'activité du méristème. Un nombre variable d'**unités de croissance** le constitue.

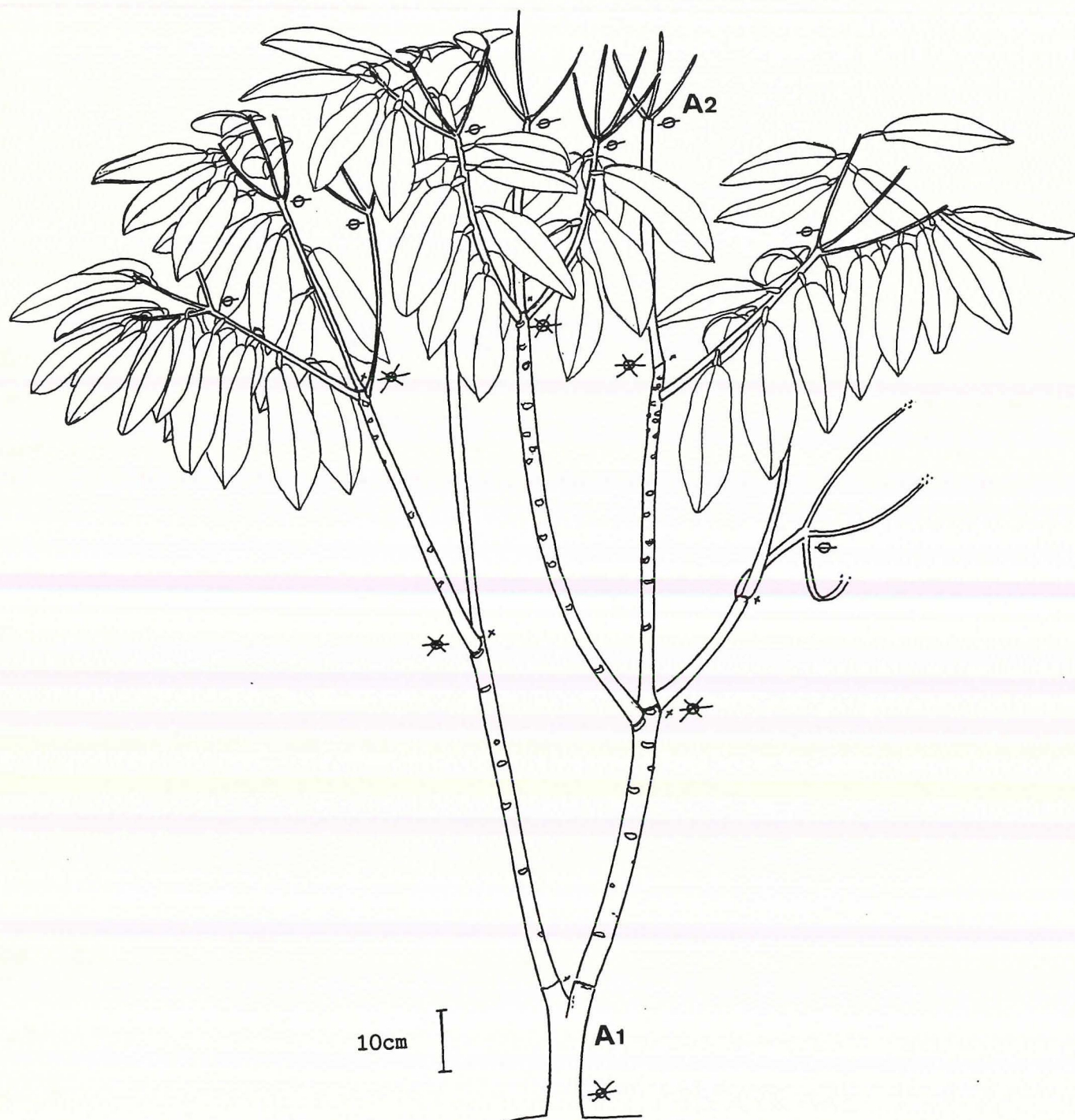
L'unité de croissance proximale du module est composée d'écailles suivies d'un nombre variable de feuilles assimilatrices.

Les unités de croissance suivantes débutent par une zone de petites feuilles rapidement caduques marquant une zone de croissance ralentie, suivies à leur tour de grandes feuilles.

Une succession de zones à entre-noeuds longs et courts illustre plus ou moins nettement la notion de croissance rythmique.

Les grandes feuilles assimilatrices ont des pétioles longs (planche 2, fig.2.A) et sont disposées selon une phyllotaxie spiralée (3/8). Elles sont symétriques. Leur pétiole présente deux zones d'articulations, la première à la jonction limbe-pétiole et la seconde à la jonction pétiole-tige. Ce type de structure permet une meilleure orientation de la feuille à la lumière.

* "Super-module" = "article" d'après HALLE, OLDEMAN 1970.



Jeune cacaoyer de 1an D15/2

Deux bourgeons sont présents à l'aisselle de chaque feuille. Le bourgeon distal est le premier à se former, on le nomme **bourgeon principal**, le second apparaît plus tard, on l'appelle **bourgeon subordonné**.

Selon que le développement du bourgeon principal est immédiat ou retardé, la nature de l'axe formé sera différente, donnant dans le premier cas un rameau plagiotrope, dans le second cas, un rameau orthotrope.

Le bourgeon subordonné ou abaxial ne se développe jamais de façon immédiate. Si l'axe principal est endommagé, il peut donner un module à développement différé comme peut d'ailleurs le faire un bourgeon principal. En général il donne une inflorescence.

La ramification d'un module est rythmique. Il n'est pas ramifié sur toute sa longueur. Seuls à son extrémité, les bourgeons principaux sub-terminaux donnent - un nouveau module orthotrope

- ou une couronne marquant alors la fin de croissance du super-module, sous laquelle se développe de façon retardée, un nouveau super-module.

b. Apparition de la plagiotropie

Le premier niveau de couronne apparaît généralement à moins d'un mètre du sol, 12 mois après le transfert des semis en champ (Planche 3).

Axes orthotropes et axes plagiotropes sont raccordés au niveau d'une structure spéciale qui marque l'apparition de la plagiotropie. Elle est appelée **couronne naissante, jorquette, fourche, ou encore pseudo-verticille**.

Elle apparaît au sommet du dernier module et a une allure de parapluie renversé, constitué de 3 à 5 baleines (VOGEL, 1975).

Son apparition coïncide avec l'arrêt naturel, spontané et irréversible du développement du méristème principal orthotrope. L'apex semble avoir disparu, à sa place on observe un petit dôme parenchymateux (planche 4, photo 1). A ce niveau, il est difficile de dire si l'apparition est la cause ou la conséquence de la parenchymatisation de l'apex caulinaire.

L'apparition de la couronne semble calquée sur le rythme de croissance. Les branches supérieures de la couronne sont axillées par de petites feuilles, celles inférieures par de grandes feuilles (Obs.pers. mission Côte d'Ivoire 1989) (Planche 4 photo 2).



Photo 1 Couronne vue de dessus.
Parenchymatisation du méristème

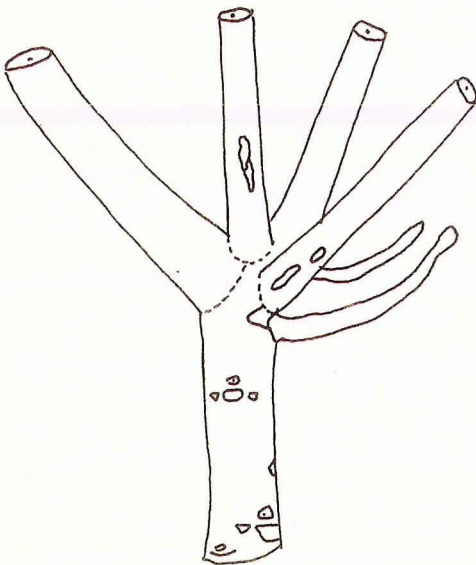
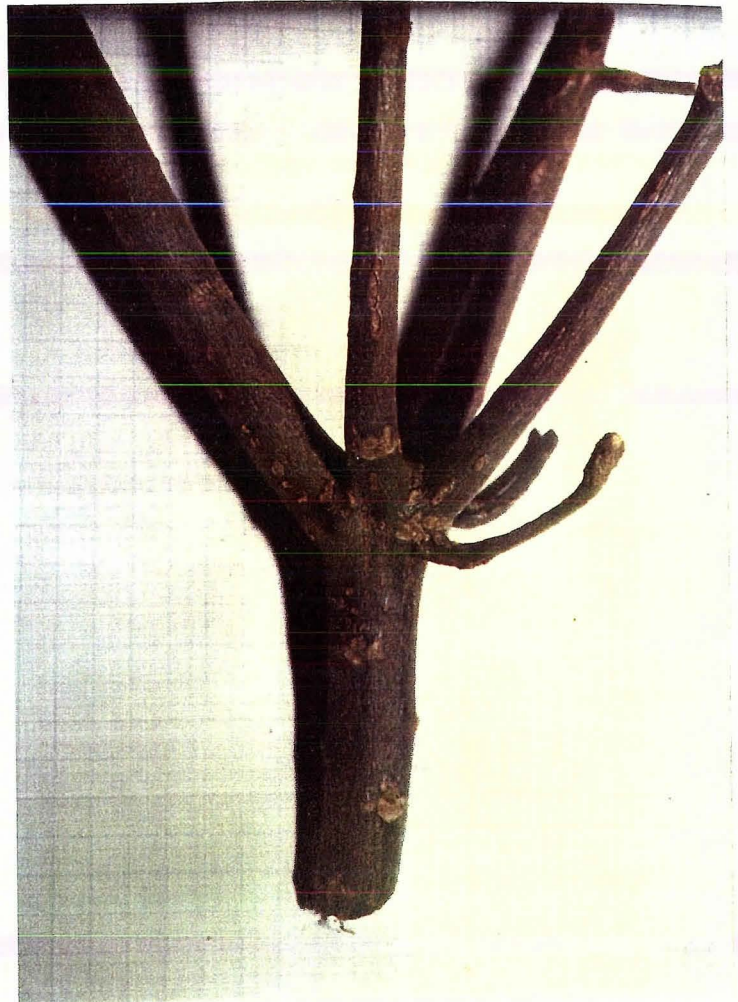


Photo 2: Vue de profil.



c. La couronne, les axes feuillés et ramifiés plagiotropes

Les premiers axes plagiotropes formés lors de l'édification de la première couronne, sont appelés communément **branches charpentières**.

On retrouve au niveau de la couronne, une construction modulaire. Chaque catégorie d'axes plagiotropes a un nombre variable de module.

Le port des axes plagiotropes constitutifs de la jeune couronne est sub-horizontale.

En fonction des conditions d'éclairement, leur port est sensiblement modifié. Au sein de la couronne, les deux à trois branches en position supérieure ont une direction de croissance dressée. Les deux suivantes retombent vers le sol. Ces dernières sont moins ramifiées et moins feuillées.

Sur une couronne de niveau 1, le devenir architectural des branches qui la forment n'est donc pas le même. Une compétition trophique liée à la position des branches au sein de la couronne semble exister (Obs. pers., mission Côte d'Ivoire, 1989).

Contrairement aux feuilles assimilatrices du tronc, celles des rameaux plagiotropes ont des pétioles courts, un grand limbe et sont disposées selon une phyllotaxie alterne distique (Planche 2, fig.2.B.).

Tant qu'une couronne ne porte pas préjudice au développement de l'étage inférieur, le développement des axes plagiotropes est illimité. Le développement d'un nouvel étage de végétation entraîne la mort plus ou moins rapide de l'étage inférieur. On observe ainsi des étages inférieurs déjetés sur le côté et desséchés.

En plantation, les densités sont telles que très rapidement la cacaoyère se ferme. La gêne entre individus se fait sentir limitant ainsi la croissance des axes.

Sur les rameaux plagiotropes, la ramification est rythmique. elle est située à l'extrémité de chaque module, portée principalement par l'unité de croissance distale et pouvant s'étendre aux autres unités.

Tableau 1 Description des différentes catégories de rameaux

Tronc (A1)	Branches (A2)	Rameaux (A3)	Rameaux (A4)
Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
Phyllotaxie alterne spiralee	Phyllotaxie alterne distique	Phyllotaxie alterne distique	Phyllotaxie alterne distique
Croissance rythmique	Croissance rythmique	Croissance rythmique	Croissance rythmique
Florifère	Florifère	Florifère à sa base	non florifère
Elagage nul	Elagage vers 10 ans	Elagage vers 10 ans	Elagage vers 4 ans

Trois catégories d'axes plagiotropes sont mis en place. Des répétitions de la dernière catégorie s'installent. Le nombre de ces répétitions augmente avec le degré d'éclairement (VAN HIMME et PETIT, 1957).

Les caractéristiques des différentes catégories d'axes sont les suivantes (tableau 1)

- Pour les branches maîtresses (A2): leur direction de croissance est dressée pour les positions supérieures et retombante pour les positions inférieures des couronnes de 4-5 ans. Elles présentent une phyllotaxie alterne distique. Elles portent des coussinets floraux. L'élagage naturel des couronnes de niveau inférieur débute vers dix ans et est progressif.
- Pour les rameaux (A3): leur direction de croissance est horizontale. Leur phyllotaxie est alterne distique.
- Pour les rameaux (A4): leur direction de croissance est horizontale. Ils ne portent jamais de coussinets floraux. On a de nombreuses répétitions de ces rameaux.

Les rameaux (A2) et (A3), avec le tronc (A1) portent la floraison.

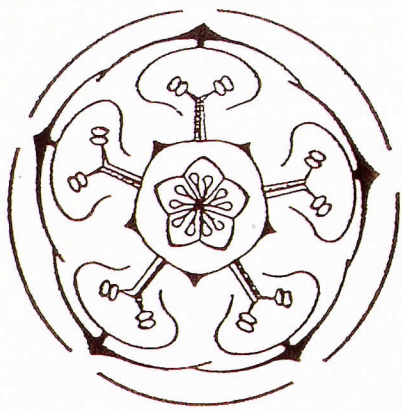


Fig 1: Diagramme floral de *Theobroma cacao*.
d'après CUATRECASAS (1964)

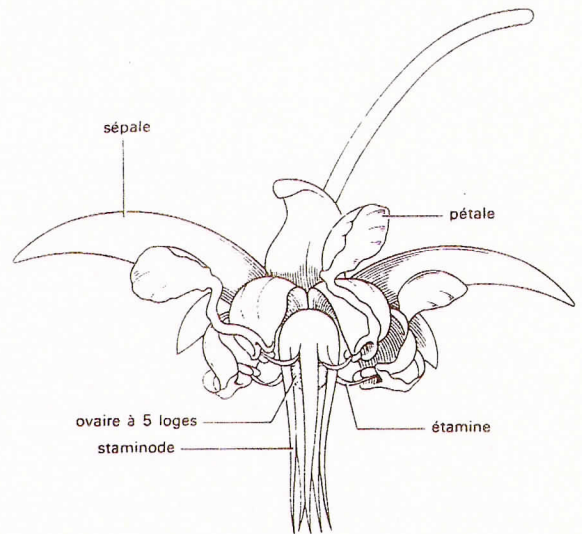


Fig.2 fleur de cacaoyer (* 17)
D'après G. MANGENOT

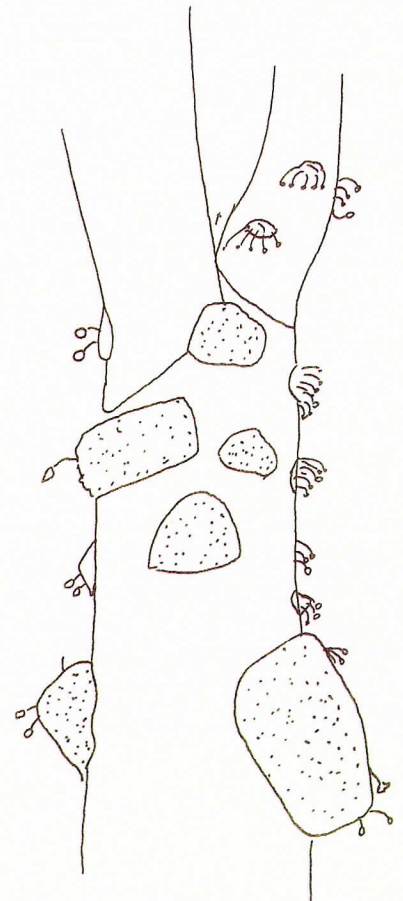


Photo Coussinets floraux sur un tronc de cacaoyer de 23 ans.

d. La floraison

Les bourgeons subordonnés donnent naissance aux inflorescences. Les coussinets floraux, véritables structures axillaires (LENT, 1966) génèrent ces inflorescences. Un coussinet floral peut fonctionner plusieurs saisons de suite. (Planche 5, photo)

La précocité de floraison est affectée par l'origine génétique de l'arbre et les conditions du milieu (CHARRIER, 1969). La première floraison peut se produire 1 an après le transfert en champ.

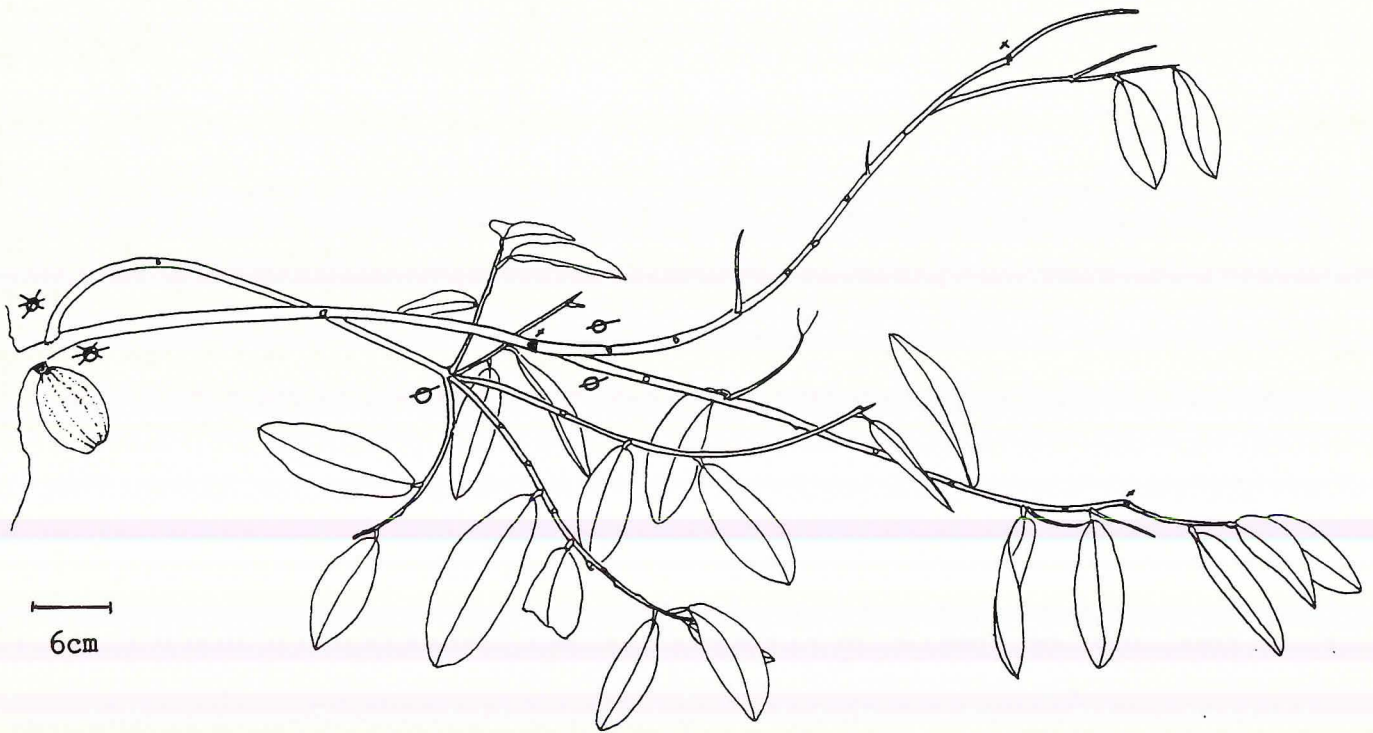
Les premières inflorescences apparaissent sur le tronc et s'étendent progressivement aux rameaux plagiotropes les plus âgés. On trouve rarement des fleurs sur les unités de croissance nouvellement mises en place.

L'inflorescence est une cyme bipare (CHARRIER, 1969).

la fleur est de type 5 (planche 5, fig.1-2).

La pollinisation du cacaoyer est entomophile (BURLE 1961; URQUART D. H. 1961; PARVAIS et al 1977).

Entre la fécondation et la maturité du fruit, il peut s'écouler 5 à 6 mois (PARVAIS et al, 1977).



Complexes réitérés partiels

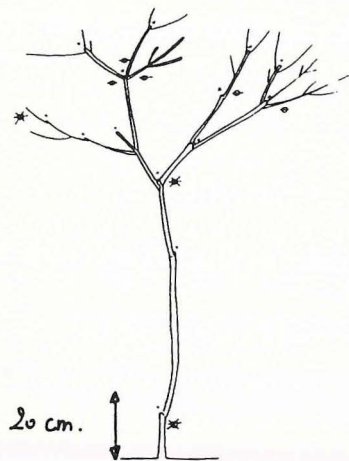
3.1.3. L'arbre vieillissant

Lorsque l'on entre dans une cacaoyère d'une vingtaine d'années, on constate qu'elle commence à s'ouvrir. L'élagage naturel est important. Les couronnes inférieures ont la plupart du temps disparu. La couronne supérieure est clairsemée, seules quelques branches maîtresses subsistent.

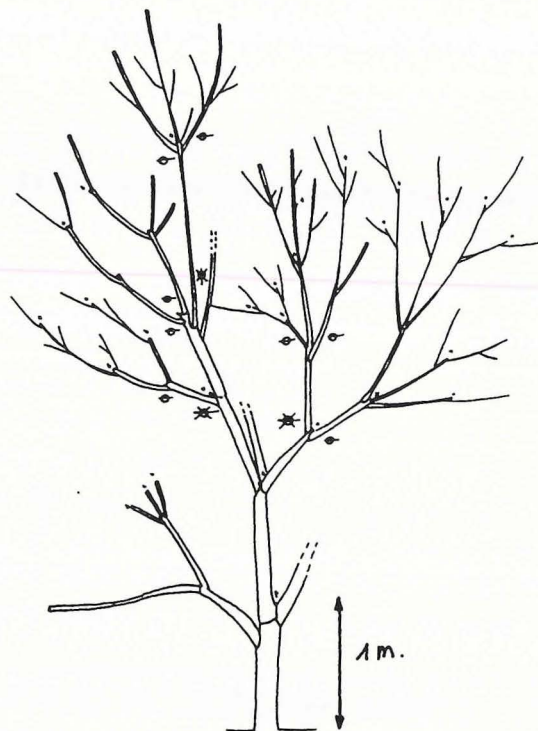
De vigoureux rejets partent du tronc pour former des couronnes réduites. Ce sont les complexes réitérés (planche 6).

L'occupation de l'espace par de vieux cacaoyers est tout à fait remarquable. Cette observation a été faite sur une parcelle orientée nord-sud. Les couronnes se développent dans un plan vertical orienté est-ouest. Tous les individus de cette parcelle se développent selon ce plan.

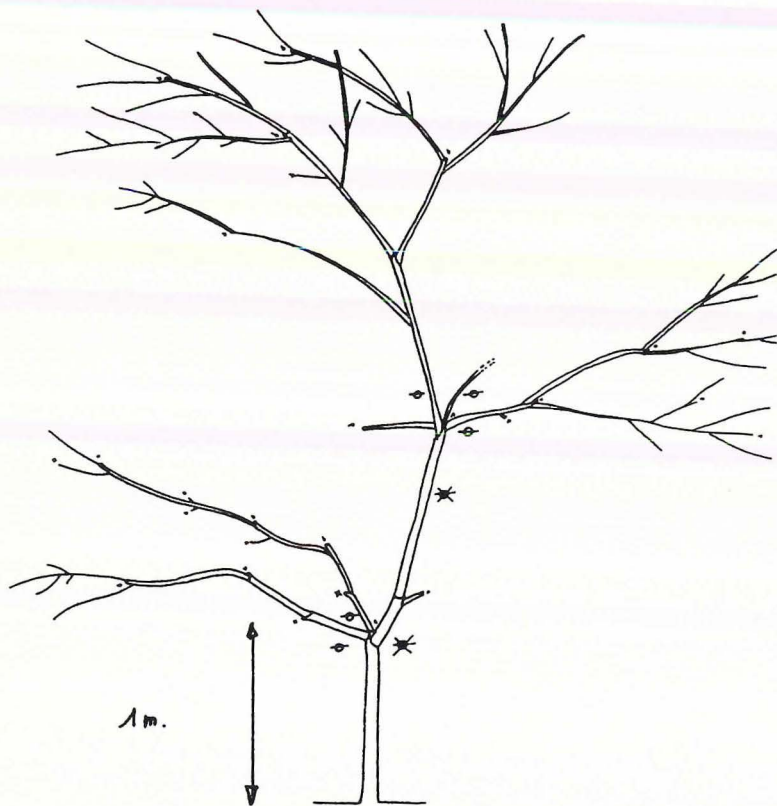
Il y a ainsi une réduction de la gêne entre arbres voisins, une perte du port étalé de la couronne, une occupation maximale de l'espace compte tenu de la densité de plantation et une exposition optimale des couronnes à la lumière. (obs. pers. Mission Côte d'Ivoire 1989).



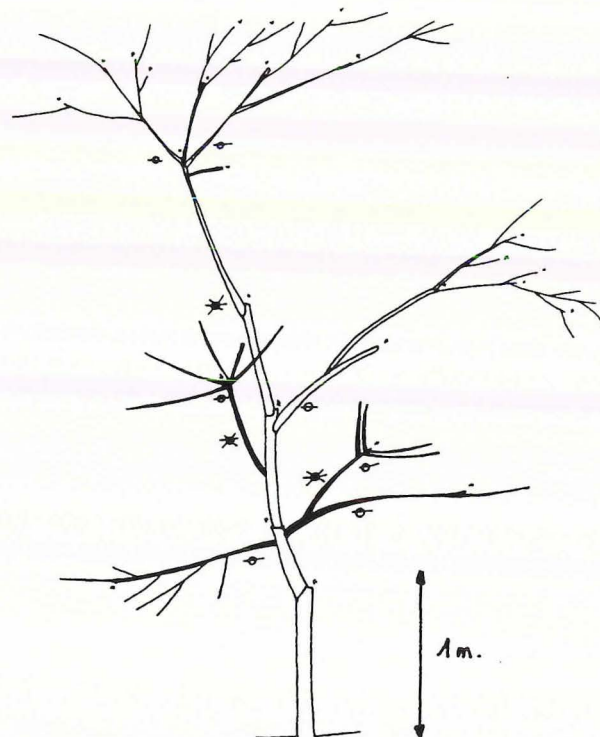
Stade 1: Arbre âgé de 2 ans.



Stade 2: Arbre âgé de 4 ans.



Stade 3 Arbre âgé de 10 ans. Elagage naturel



Stade 4 Arbre âgé de 20 ans
Mise en place des complexes réitérés.

Différents stades de développement d'un cacaoyer cultivé

(D'après E. COSTES (1990)).

3.2. Résumé du développement de l'arbre (Planche 7)

- Germination épigée.

- Développement du **premier super-module**, constitué d'un empilement de **modules en nombre variable et de longueur variable**. La première catégorie d'axe (A1) se met en place.

- Dix huit mois après la germination, **apparition de la plagiotropie**. **Etablissement de la première couronne**. Mise en place des différentes catégories d'axes plagiotropes. **Achèvement de la construction de l'unité architecturale élémentaire du cacaoyer**, après l'installation d'un **deuxième super-module** sous la première couronne. Fermeture de la cacaoyère.

- Développement de plusieurs couronnes, au nombre de deux tout au plus pour un cacaoyer cultivé.

- Dépérissement des couronnes inférieures.

- **Elagage naturel important**. Ouverture progressive de la cacaoyère. **Apparition des complexes réitérés sur le tronc**.

3.3. La croissance rythmique

"Un rythme se traduit par une répétition, à intervalles de temps réguliers, d'unités structurales (uc)". (CHAMPAGNAT, BARNOLA, LAVARENNE 1986)

Dans le cas du cacaoyer, cela se caractérise par des successions de petites feuilles et de grandes feuilles. Une série de grandes feuilles correspond à une phase active de croissance, une série de petites feuilles, à une phase de ralentissement.

Le rythme est caractérisé par deux paramètres qui sont la période et l'amplitude.

Dans le cas du cacaoyer, la période caractéristique du rythme est en partie calquée sur des variations climatiques. Elle peut néanmoins se maintenir en leur absence: la rythmicité est maintenue en conditions uniformes d'où la notion de rythme endogène. L'expérience classique consiste à supprimer les jeunes feuilles au fur et à mesure de leur émission. La croissance devient alors continue. Des corrélations internes complexes telles que la dominance apicale, les influences des feuilles émises sur celles qui vont l'être, existent entre organes en croissance.

Chez de nombreuses plantes, l'influence des feuilles sur la croissance a été montrée. En les supprimant, on observe une levée de dormance des bourgeons axillaires et une augmentation de la cadence d'émission des feuilles liée à la suppression de la rétro-inhibition de la feuille sur le méristème qui l'a produite.

VOGEL (1975) définit pour le cacaoyer six stades ontogéniques différents par lesquels passent les feuilles en cours de développement. Ces stades sont définis à partir de critères visibles à l'oeil nu, qui sont: la taille de la feuille, sa couleur, la consistance de son limbe, la forme du limbe et du pétiole, et surtout des modifications d'orientation de la feuille. Chaque stade est caractérisé par l'évolution d'au moins un de ces caractères.

Stade 0: la feuille émerge progressivement du bouquet stipulaire. A la fin de cette étape, le limbe et le pétiole sont visibles .

Stade 1: la feuille s'incurve .

Stade 2: le pétiole est horizontal et le limbe vertical. Sa couleur est alors vert tendre.

Stade 3: on a une nette augmentation de la taille du limbe. Sa couleur fonce et il se redresse. (stade de maturation)

Stade 4: elle devient fonctionnelle.

Stade 5: il s'écoule 40 jours environ, entre l'émergence et le stade de maturation. Le stade ultime est celui de sénescence où le limbe est alors pendant.

VOGEL montre que les deux à trois premiers stades sont des stades communs aux petites et aux grandes feuilles. Par la suite les premières voient leur développement interrompu et tombent précocement, les secondes continuent à se développer.

La suppression des 4 premières feuilles arrivées aux stades 1 et 2 ne modifie en rien les composantes du rythme. En revanche la suppression de la 5^{ème} feuille entraîne des modifications: les plants poussent de façon synchrone, on observe une diminution de la longueur des entre-nœuds, une augmentation de la cadence d'émission des feuilles par le méristème apical. La croissance devient continue.

La suppression de feuilles arrivées à des stades avancés ne modifie pas le caractère rythmique mais provoque une augmentation de la cadence d'émission.

Il précise que la rythmicité se situe à deux niveaux:

- 1. au niveau de la production des primordias foliaires et
- 2. au niveau du développement des jeunes feuilles vers un stade adulte. Les feuilles appartenant à une même poussée n'émergent pas en même temps du bouquet stipulaire. En revanche elles atteignent pratiquement toutes en même temps le stade assimilateur. Il précise que la chute précoce des petites feuilles coïncide avec la maturation des feuilles assimilatrices.

Au niveau de la production des primordias, GREATHOUSE et al(1971) ont montré que le nombre total de feuilles et de primordias au niveau de l'apex, reste constant pendant la période de dormance et n'augmente pas avant le commencement de la période de croissance. Selon cet auteur, on a donc une période réelle de dormance pendant laquelle aucune activité ne se produit.

HARDWICK et al, (1987) précisent néanmoins que le méristème peut rester actif pendant la dormance apparente et produire quelques primordias. Ceci a été également observé dans le cas du thé et de l'hévéa.

Ils indiquent que le stock d'ébauches à l'intérieur du bourgeon, sans que soit indiquée la catégorie de l'axe sur laquelle ont été prélevés ces bourgeons, est de l'ordre de 8 à 12 ébauches. Ceci alimente en moyenne, 3 à 4 unités de croissance. La taille de ces ébauches augmente régulièrement de la plus jeune à la plus ancienne. Il est donc, difficile de dire quel sera le nombre de feuilles de la poussée à venir.

Complétant cette information, E. COSTES (Laboratoire de Modélisation, Mission côte d'Ivoire, août 1989) a réalisé des dissections de bourgeons terminaux du tronc et des rameaux plagiotropes. Le nombre d'ébauches préformées varie en fonction de la catégorie d'axes sur lesquels ils ont été prélevés.

Le stock est de: - de 21-22 ébauches pour les bourgeons terminaux du tronc (A1).

- de 15 à 21 pour les bourgeons des branches (A2).
- de 5 pour les rameaux (A3).
- de 4 pour les rameaux (A4).

3.4. Influences des facteurs externes sur la morphologie du cacaoyer

Nous allons reprendre une liste non exhaustive des rôles que peuvent avoir certains facteurs externes. Nous limitons le nombre de ces facteurs aux trois principaux: la température, l'humidité et la lumière.

3.4.1. La température

De hautes températures entraînent une perte de la dominance apicale (MURRAY et SALE, 1967), l'installation de nombreux rameaux, une diminution de la surface foliaire (MURRAY et SALE, 1967) accompagnée d'une diminution de la croissance en épaisseur des rameaux (VERLIERE 1970).

En Côte d'Ivoire, à Divo, les poussées foliaires sont particulièrement abondantes au cours de deux périodes qui sont septembre-octobre et mars-avril, lorsque les températures journalières sont élevées.

3.4.2. L'humidité

Un manque d'eau entraîne une réduction importante de l'allongement caulinaire, du nombre et de la surface des nouvelles feuilles formées (LEMEE 1956, BOYER 1974).

Un excès d'eau diminue l'intensité des poussées foliaires et dans un sol mal drainé, provoque l'asphyxie et le pourrissement des racines.

3.4.3. La lumière

Les feuilles en pleine lumière sont petites. Leur cuticule est plus épaisse et leur teneur en chlorophylles est plus faible. Elles sont plus nombreuses (GUERS 1971a-b, BOYER 1974).

Sous ombrage, elles sont moins nombreuses et ont une surface plus grande.

En vue d'une production et d'un rendement maximaux, les conditions optimales dans lesquelles un cacaoyer doit se trouver sont:

- une température moyenne annuelle de 25°C. Ex.: les régions proches de l'équateur avec des altitudes inférieures à 700 mètres.

- une pluviométrie de 1500mm/an, des saisons sèches n'excédant pas trois mois.

- un ombrage avec des cultures intercalaires ex.: des cocotiers, des bananiers.

CHAPITRE IV

OBSERVATIONS QUANTITATIVES, METHODE D'ANALYSES

IV/ OBSERVATIONS QUANTITATIVES, METHODE D'ANALYSES

Ce travail a été réalisé à partir de l'étude de l'hybride: UPA402*C410.

Il est issu de croisements entre parents génétiquement éloignés: un descendant de forastero haut-amazonien (UPA 402) et un trinitario (C410).

La sélection de ce type de matériel est intéressante car il existe un effet d'hétérosis.

Les hauts amazoniens représentent des populations issues de sélections faites à Trinidad à partir de matériel collecté en Haute-Amazonie. Ce cultivar s'avère intéressant car il présente des caractères de vigueur, de précocité, de productivité, et de résistance au Swollen-Shoot. Ceux cultivés en Afrique représentent les 3, 4, 5^{ème} générations issues de pollinisations libres.

Ce genre d'hybrides est plus précoce, plus productif et fournit un produit de meilleure qualité que les amelonado localement cultivés en Côte d'Ivoire.

Il est adapté à toute la zone forestière de la Côte d'Ivoire.

Nous remarquons que cette étude porte sur un hybride et non sur un clone. La variabilité génétique de cet hybride existe mais est supposée négligeable pour l'étude du fonctionnement et l'estimation de ses paramètres. Les analyses mathématiques faites et l'utilisation d'outils mathématiques rigoureux permettront de confirmer ou d'infirmier la validité de cette hypothèse.



Photo 1 Hybride UPA402*C410, 1 an, D15/2.



Photo 2 Hybride UPA402*c410, 4 ans, E2/7.

4.1. Présentation du matériel étudié

-Des semis de 1 an ont été étudiés sur la parcelle D15/2 (Planche 8 Photo 1).

Sa superficie est de 1.16 ha. Elle est subdivisée en quatre blocs de 33 lignes de 10 pieds, avec une ligne neutre de bordure.

Sur chaque bloc, les différents hybrides sont en mélange. 16 familles sont représentées. 4 témoins dont UPA402*C410 sont pollinisés à la main.

Cette parcelle a été mise en place en 1988, comme essai de confirmation.

Dans le cas présent, les jeunes cacaoyers ont été plantés sous insolation directe, on peut déjà dire que certains hybrides ont souffert de ces conditions.

Trois blocs sur quatre ont un antécédent différent du quatrième planté de caféiers avant l'installation de la cacaoyère.

-Des semis de 4 ans sont représentés sur la parcelle E2/7 (Planche 8 photo 2). Cette parcelle a été mise en place en mai 1985.

Sa superficie est de 0.084 ha. Elle comprend 4 lignes de 28 pieds. Sur chaque ligne, on a 7 répétitions de 4 arbres.

Un essai d'utilisation du promalin, substance de croissance, a été réalisé. Ce mélange de gibérellines et d'une cytokinine, pulvérisé sur les jeunes plants en pépinière avant la plantation, n'a pas réduit la croissance du cacaoyer et favorisé l'apparition de rameaux secondaires. D'autre part au niveau de la productivité des arbres, aucun effet significatif de ce produit n'a été mis en évidence (obs. faites par les chercheurs travaillant sur le cacaoyer sur la station IRCC de Divo).

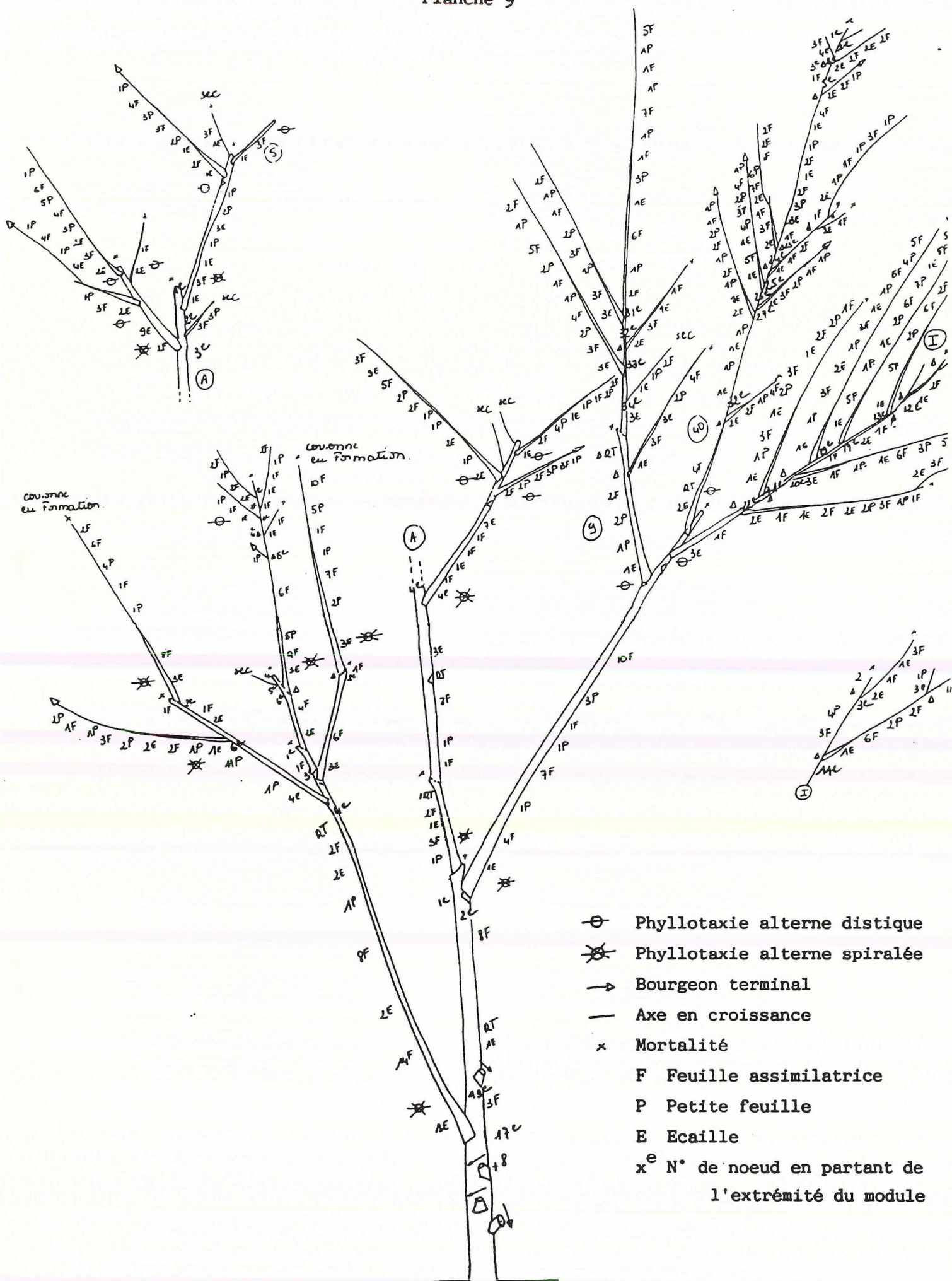
Il est donc probable que ce traitement n'ait pas d'incidence sur la validité de nos résultats.

4.2. Observations

4.2.1. Suivi de croissance

Ce suivi de croissance a été conduit sur 99 semis en pépinière. Il a été mis en place environ 1 mois après le semis. On réalise une mesure par semaine pendant quatre mois. Cette durée a été choisie de façon arbitraire, étant jugée suffisante pour l'établissement des courbes.

Les mesures se sont poursuivies du 20 décembre 1989 au 18 avril 1990.



A chaque observation, toute nouvelle feuille visible est comptée, quelque soit son stade de développement.

4.2.2. Relevés statiques

Les données brutes sont sous forme de croquis sur lesquels sont schématisés les axes étudiés. On y reporte les nombres d'entre-noeuds en détaillant la présence d'écaillés (E), de petites feuilles (P), ou de grandes feuilles assimilatrices (F). Chaque rameau axillaire est positionné, le noeud qui le porte est numéroté. Chaque point de mortalité rencontré est reporté (Planche 9).

Cette étude porte essentiellement sur les parties végétatives et donc sur la compréhension du développement végétatif. Néanmoins tout noeud florifère et fructifère ou qui l'a été est indiqué par un symbole désignant une fleur.

24 semis de 1 an ont été étudiés. Les mesures ont porté sur les axes orthotropes dans la mesure où les noeuds sont visibles et sur les jeunes branches plagiotropes. Quatre catégories d'axes sont décrites.

Suivent des mesures faites sur 5 arbres de 4 ans. Elles ont porté sur les parties périphériques des couronnes de niveau 1, sur les rameaux (A3) et (A4) sans exception. Les couronnes de niveau 2 sont entièrement décrites.

Aucune mesure sur le tronc n'est possible à cet âge. Les cicatrices des noeuds ne sont alors plus visibles.

4.3. Mise en forme en fichiers, Analyse des données

Au préalable, les données sont saisies avec le logiciel "Lotus". Ces fichiers ont une structure ordonnée permettant de replacer chaque rameau décrit au sein de l'arbre qui le porte.

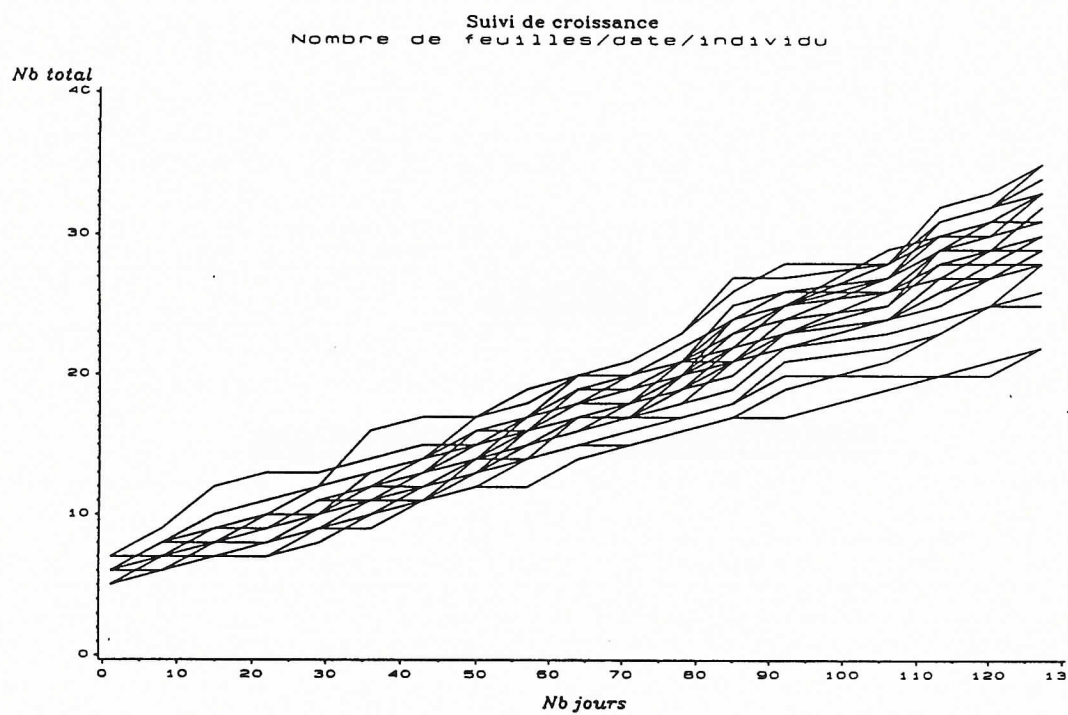
L'analyse des données a été réalisée avec un des programmes d'analyse de données du Laboratoire de Modélisation adapté à la structure des fichiers.

Chaque histogramme obtenu est ensuite analysé sous "Fit", programme d'ajustements (Laboratoire de Modélisation). Compte tenu du fonctionnement de la plante et de l'allure de l'histogramme, la loi la plus probable est choisie. Une estimation des paramètres caractérisant le phénomène est faite. Un test du Khi-2 est réalisé permettant d'évaluer la qualité de l'ajustement.

CHAPITRE V

RESULTATS QUANTITATIFS, INTERPRETATIONS

Planche 10



Cinétique de croissance du tronc (4 mois)

V/ RESULTATS QUANTITATIFS, INTERPRETATIONS

5.1 La croissance

5.1.1. Sur le tronc

Tous les résultats obtenus pour les axes orthotropes viennent de l'analyse des données collectées sur les arbres de 1 an.

Rappelons que deux types de relevés sur les axes orthotropes ont été faits:

1. un suivi de croissance, en pépinière.
2. des relevés statiques en champ, sur des arbres de 1 an et de 4 ans.

a. Le suivi de croissance

Sur les données recueillies, quatre traitements ont été réalisés:

1. on fait apparaître la cinétique de croissance, en construisant pour chaque individu, la courbe du nombre de noeuds apparus en fonction du temps.
2. A chaque date d'observation, on construit les distributions du nombre de noeuds apparus. Cela représente ainsi les accroissements cumulés à une date donnée, permettant l'étude du processus pur de croissance.
3. On réalise la liaison moyenne-variance apportant des précisions quant aux caractéristiques du processus observé.

a.1. Cinétiques de croissance (Planche 10)

Pour chaque individu, on regarde le nombre de noeuds mis en place, à chaque date.

On remarque que la production de nouveaux entre-noeuds est régulière. Cette régularité concerne les 25 plants représentés.

Il est question dans la bibliographie, de rythme endogène propre à chaque plant. Pour un petit échantillon (99 individus), nos résultats ne vont pas dans ce sens.

Tableau 2 Ajustements des courbes d'accroissements cumulés:

date	nbre moyen de noeuds	variance	Ajusté par	Paramètres estimés
20.12.89	5.45	0.43	Solignac	Calcul impossible
27.12.89	6.8	0.5	Solignac	$\mu=0.89, \lambda=2.91, \tau=9$
03.01.90	7.8	0.7	Solignac	Rejet
10.01.90	8.54	1.07	Solignac	Rejet
17.01.90	10.00	1.01	Solignac	$\mu=0.72, \lambda=3.03, \tau=11$
24.01.90	11.43	1.33	Solignac	Rejet
31.01.90	12.84	1.36	Solignac	$\mu=0.64, \lambda=3.03, \tau=13$
07.02.90	14.10	2.03	Solignac	$\mu=0.59, \lambda=2.73, \tau=14$
14.02.90	15.7	2.34	Binomiale	$m=19, p=0.82$
21.02.90	17.6	2.84	Binomiale	$m=22, p=0.80$
28.02.90	18.25	2.93	Binomiale	$m=22, p=0.83$
07.03.90	20.2	4	Binomiale	Rejet
14.03.90	22.2	5.3	Binomiale	$m=29, p=0.76$
21.03.90	23.7	5.35	Binomiale	$m=30, p=0.79$
28.03.90	25.2	6.5	Binomiale	$m=33, p=0.76$
04.04.90	27.05	8.06	Binomiale	$m=38, p=0.71$
11.04.90	28.46	8.7	Binomiale	$m=39, p=0.72$
18.04.90	30.17	10.54	Binomiale	$m=45, p=0.67$

a.2. Les accroissements

Ces histogrammes sont ajustables pour les premières dates dans 50% des cas par des lois de Solignac, puis par des lois binomiales plus on s'avance dans le temps (dans 99% des cas)(Tableau 2).

En règle générale, le nombre moyen de noeuds apparus entre deux dates successives ainsi que les écarts entre variances sont relativement faibles.

L'écart maximun entre deux moyennes est égal à deux noeuds, apparus en 8 jours.

Nous appellerons loi de Solignac (DE REFFYE et al, 1989), la loi du nombre d'entre-noeuds mis en place pendant la durée tau.

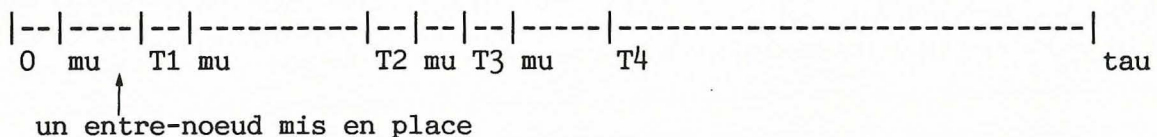
Tau représente la durée d'une observation (ex.: toutes les semaines).

Sur cette période tau, on regarde la distribution d'une variable aléatoire T qui est la somme d'une constante mu et d'une variable aléatoire lambda distribuée selon une loi géométrique.

Posons $T = \mu + \lambda$, T est le temps qui sépare la mise en place de deux entre-noeuds, mu est la durée minimale dont le méristème a besoin pour produire une nouvelle ébauche foliaire (mu=durée du plastochrone).

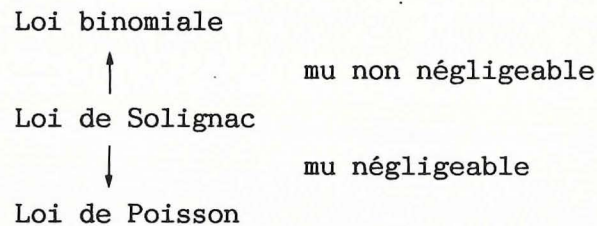
lambda représente le délai nécessaire à l'étirement de cette nouvelle ébauche, distribué géométriquement.

Schématiquement, on a:



Dans le cas d'un processus poissonien, nous avons vu que l'intervalle de temps qui sépare deux événements peut être infiment petit, cela revient à dire que μ est négligeable et donc que dans ce cas précis, la loi de Solignac converge vers une loi de Poisson de paramètre λ , dans le cas contraire, elle converge vers une loi binomiale de paramètres n et p .

Schématiquement on a:



L'interprétation suivante peut être faite:

Le bourgeon terminal possède un stock variable d'ébauches préformées. En début de croissance, on est logiquement dans le cas d'une loi de Solignac pure. Les semis sur lesquels sont réalisées les observations sont très jeunes puisque en début de suivi ils ont seulement un mois. On peut imaginer que la vitesse d'élongation est du même ordre de grandeur que l'activité organogénique. Les premiers temps, moins d'un noeud par semaine, en moyenne est mis en place.

Au fur et à mesure de l'émission, on assiste à un essoufflement du système avec un appauvrissement du stock et une nécessité de le réalimenter. Le μ ne peut être négligé. Il est alors probable que la vitesse d'élongation est telle qu'elle est supérieure au rythme de l'activité organogénique qui se produit dans le bourgeon.

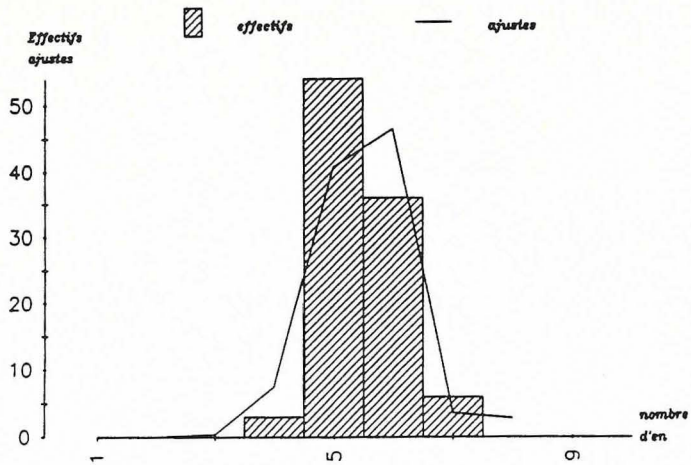
L'ajustement par une loi binomiale se produit pour des durées d'observations longues. Le nombre moyen de noeuds mis en place est proche de 15.7, stock moyen d'ébauches préformées, initialement présent dans le bourgeon. Une nouvelle phase d'organogénèse s'amorce alors.

Planches 11, 12, 13 →

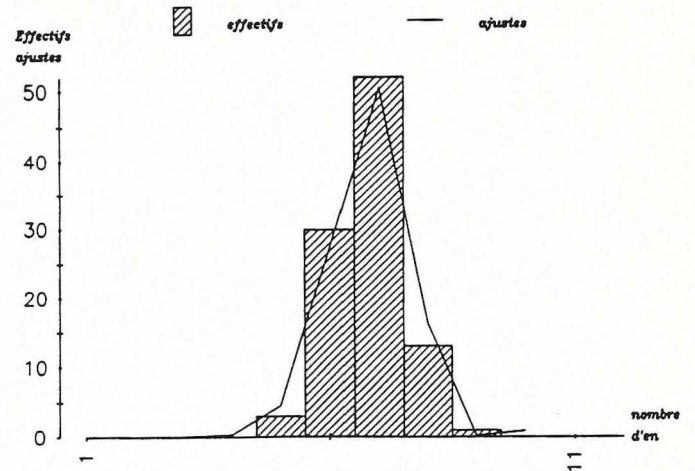
Accroissements cumulés à une date donnée

Planche 11

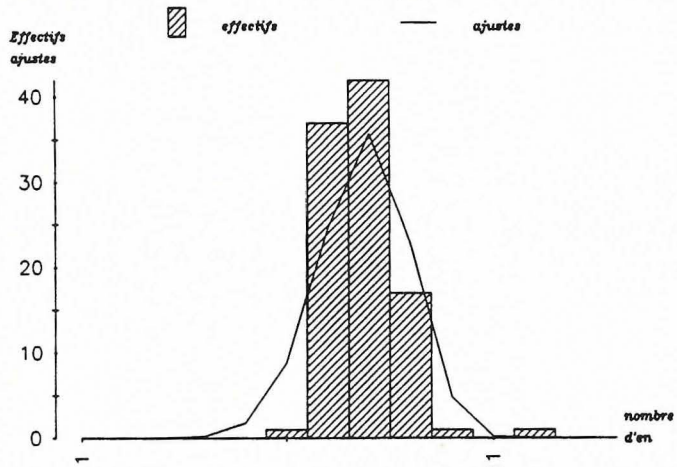
Suivi de croissance
Distribution du nombre d'en, date0 20/12/89
LOI SOLIGNAC (rejet)



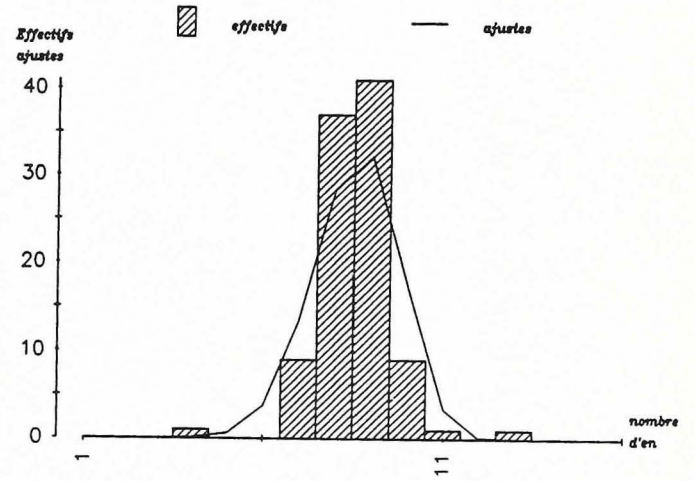
Suivi de croissance
Distribution du nombre d'en, date 1 27/12/89
LOI SOLIGNAC $\mu=0.89$, $\lambda=2.91$, $\tau=9$



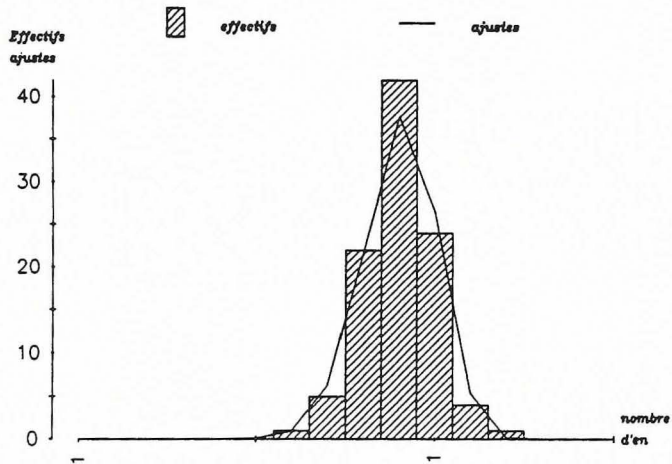
Suivi de croissance
Distribution du nombre d'en, date 2 03/01/90
LOI SOLIGNAC (rejet)



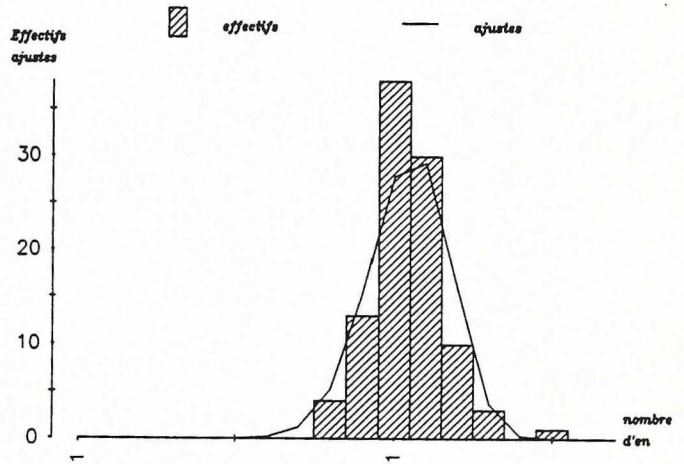
Suivi de croissance
Distribution du nombre d'en, date 3 10/01/90
LOI SOLIGNAC (rejet)



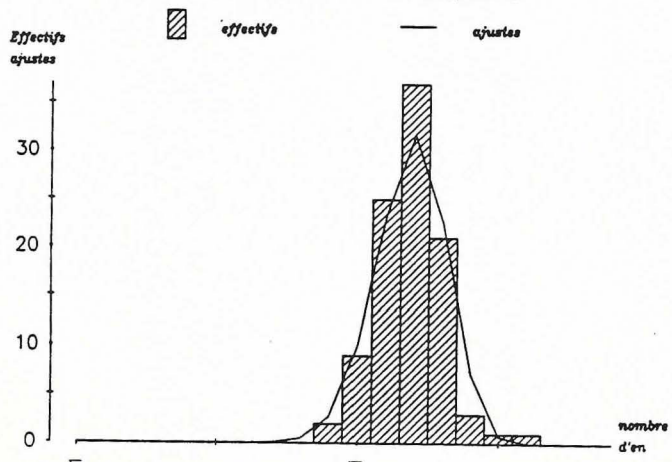
Suivi de croissance
Distribution du nombre d'en, date 4 17/01/90
LOI SOLIGNAC $\mu=0.72$, $\lambda=3.03$, $\tau=11$



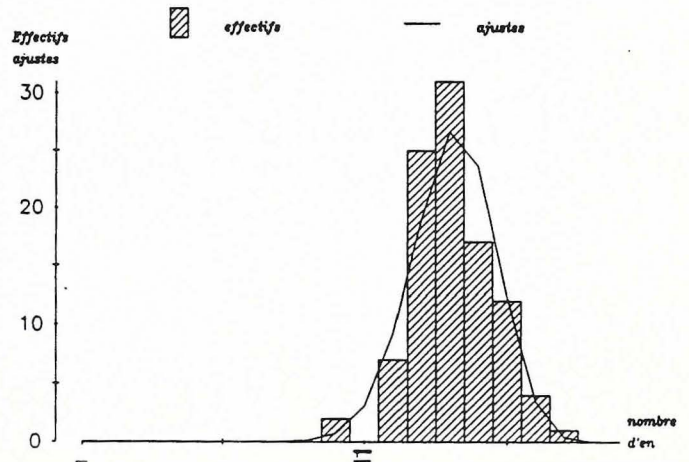
Suivi de croissance
Distribution du nombre d'en, date 5 24/01/90
LOI SOLIGNAC (rejet)



Distribution du nombre d'en, date 6 31/01/90
LOI SOLIGNAC $\mu=0.64$, $\lambda=3.03$, $\tau=13$



Distribution du nombre d'en, date 7 07/02/90
LOI SOLIGNAC $\mu=0.59$, $\lambda=2.73$, $\tau=14$



Suivi de croissance
Distribution du nombre d'en, date 8 14/02/90
PROBABILITE BINOMIALE $m=19$, $p=0.82$

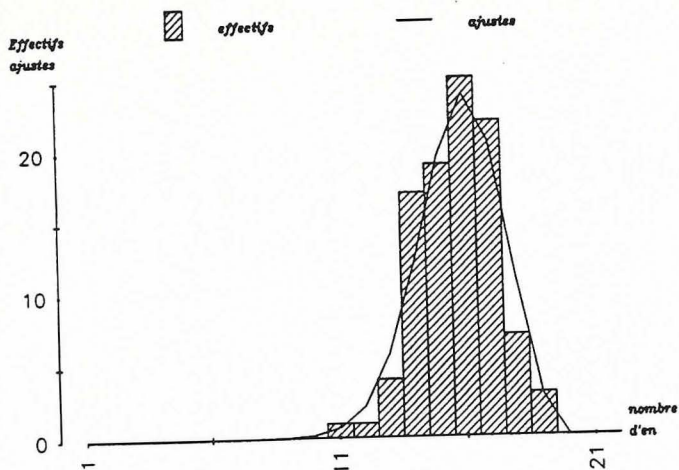
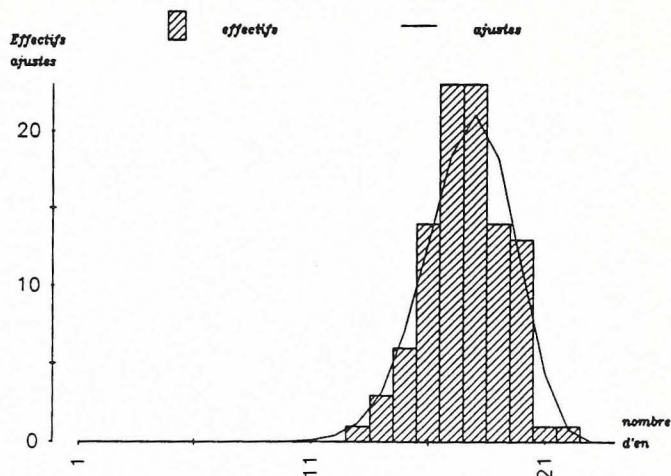
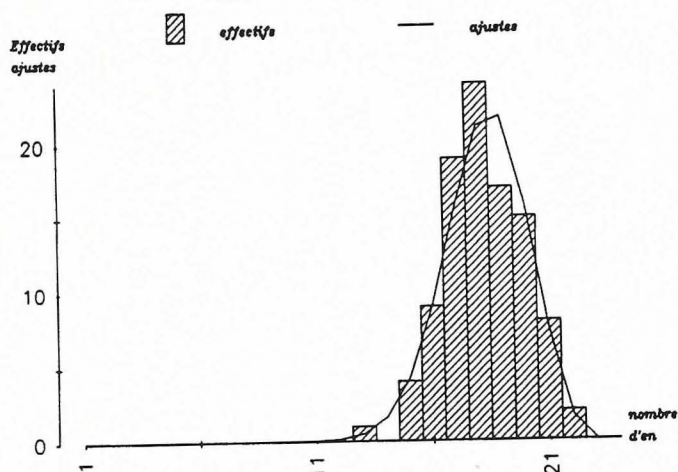


Planche 12

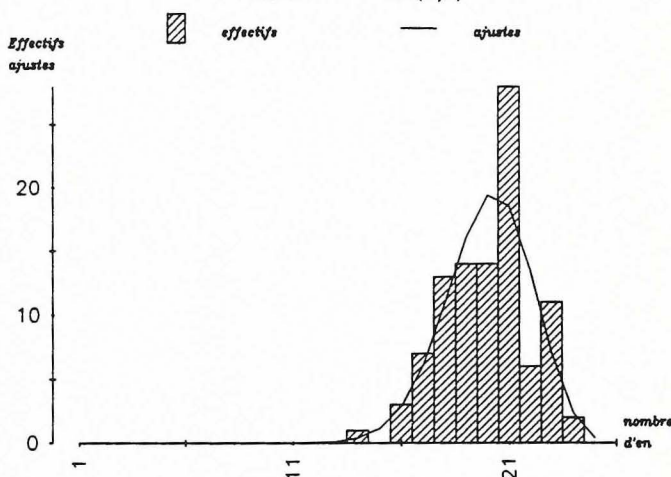
Suivi de croissance
Distribution du nombre d'en, date 9 21/02/90
PROBABILITE BINOMIALE $m=22$, $p=0.80$



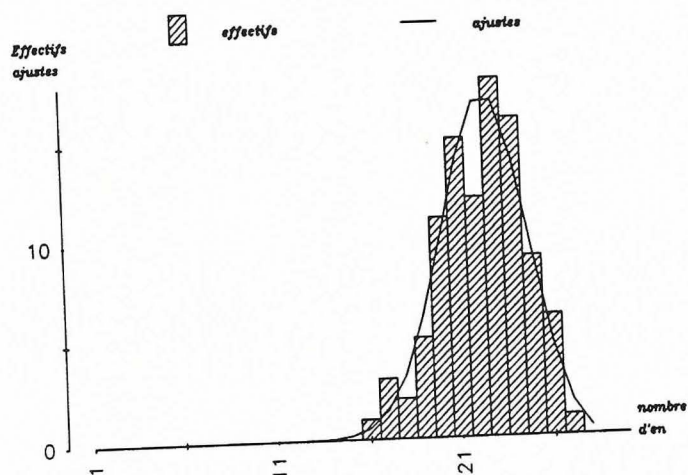
Distribution du nombre d'en, date 10 28/02/90
PROBABILITE BINOMIALE $m=22$, $p=0.83$



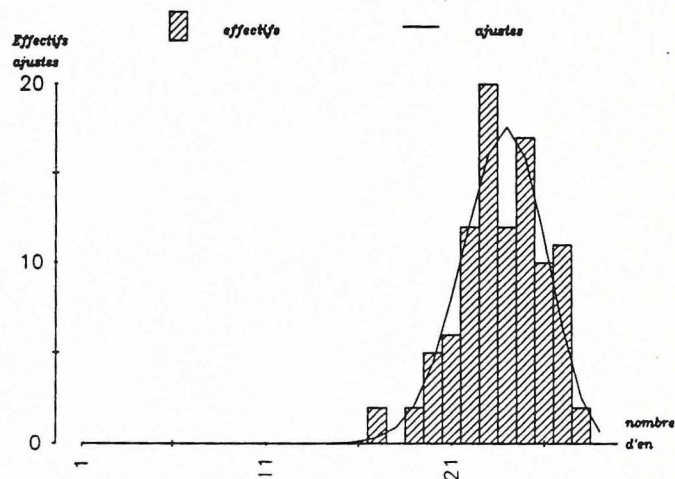
Distribution du nombre d'en, date 11 07/03/90
PROBABILITE BINOMIALE (rejet)



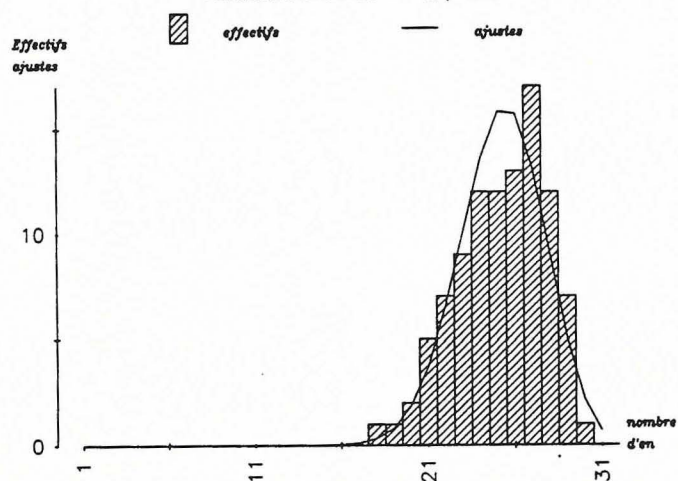
Suivi de croissance
Distribution du nombre d'en, date 12 14/03/90
PROBABILITE BINOMIALE $m=29$, $p=0.76$



Suivi de croissance
Distribution du nombre d'en, date 13 21/03/90
PROBABILITE BINOMIALE $m=30$, $p=0.79$



Distribution du nombre d'en, date 14 28/03/90
PROBABILITE BINOMIALE $m=33$, $p=0.76$



Distribution du nombre d'en, date 15 04/04/90
PROBABILITE BINOMIALE $m=38$, $p=0.71$

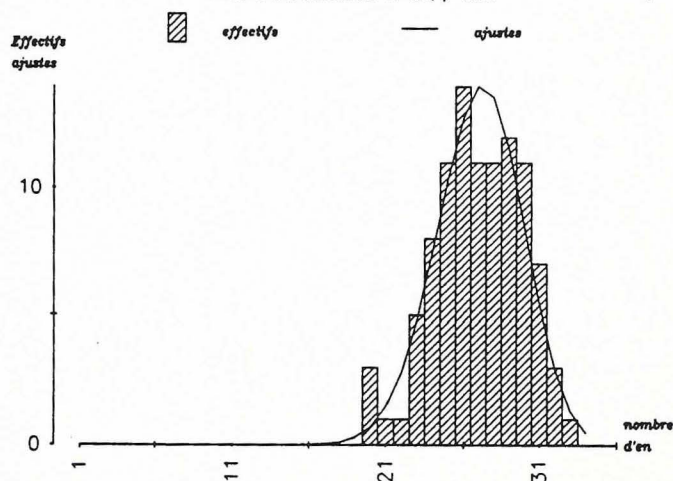
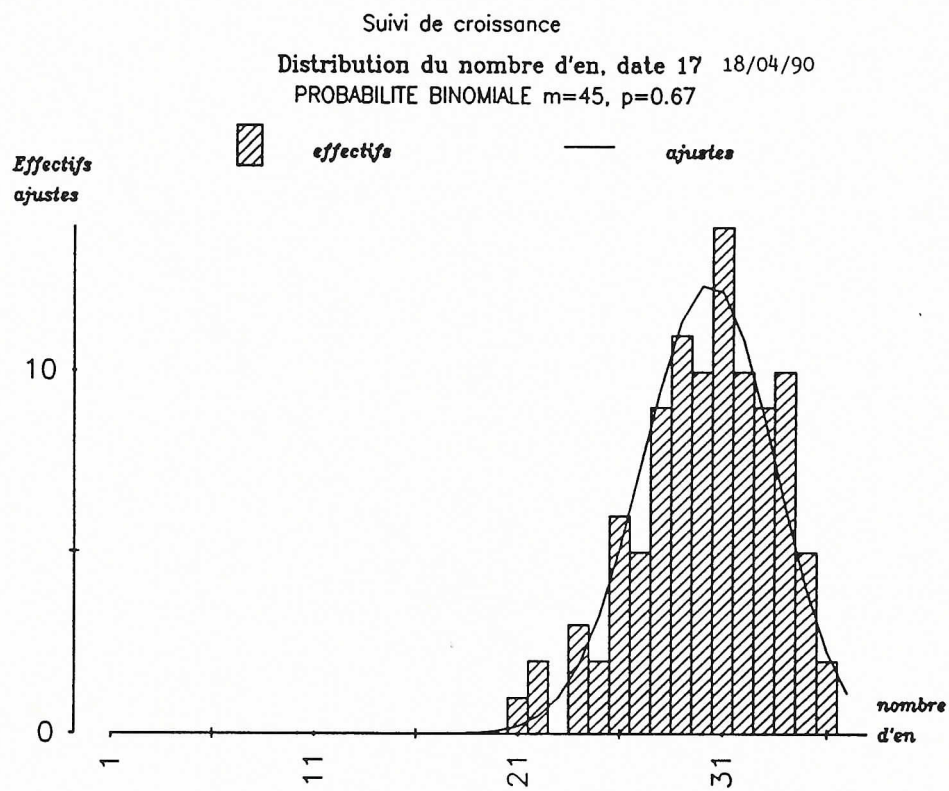


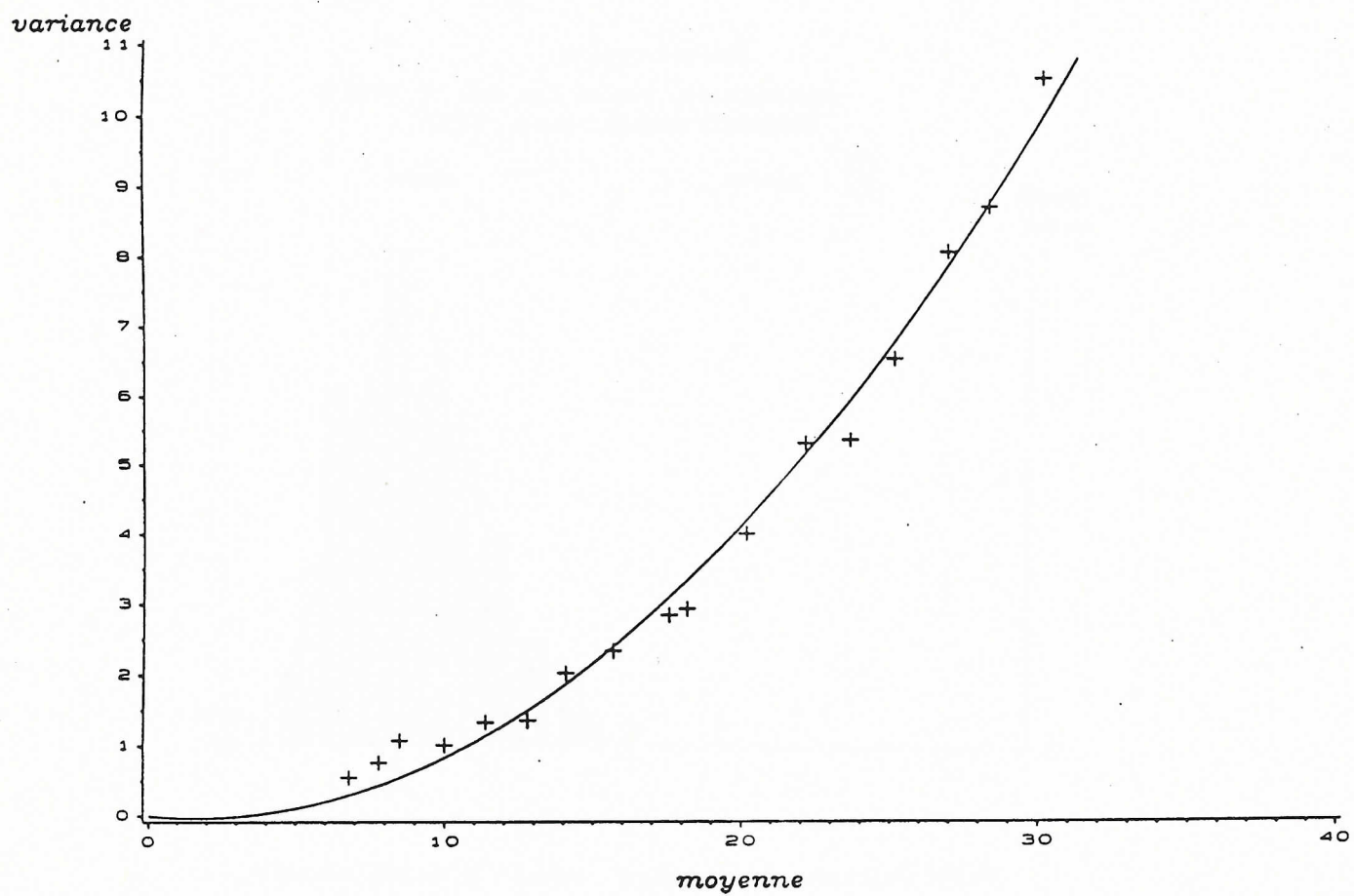
Planche 13



Distribution du nombre total d'entre-noeuds,
observée après 4 mois de suivi.

Planche 14

LIAISON MOYENNE-VARIANCE



a.3. Liaison moyenne-variance (Planche 14)

En s'appuyant sur les travaux réalisés par Ph. de Reffye (1979) sur le caféier, on peut supposer que sur quatre mois le processus de croissance s'amortit de façon exponentielle. Néanmoins il est difficile d'extrapoler cette courbe au delà d'une période de quatre mois.

Dans ce cas précis il est alors établi que la liaison moyenne-variance est une liaison quadratique de la forme $V=k(X+X^2)$

A partir du 14.02.90 le méristème suit un processus binomial. La liaison moyenne-variance entre le 14.02.90 et le 18.04.90 est linéaire. d'où

$$V=kX, \text{ k=pente de la droite.}$$

$$k=0.6$$

L'activité du méristème orthotrope $b=1-k=0.4$

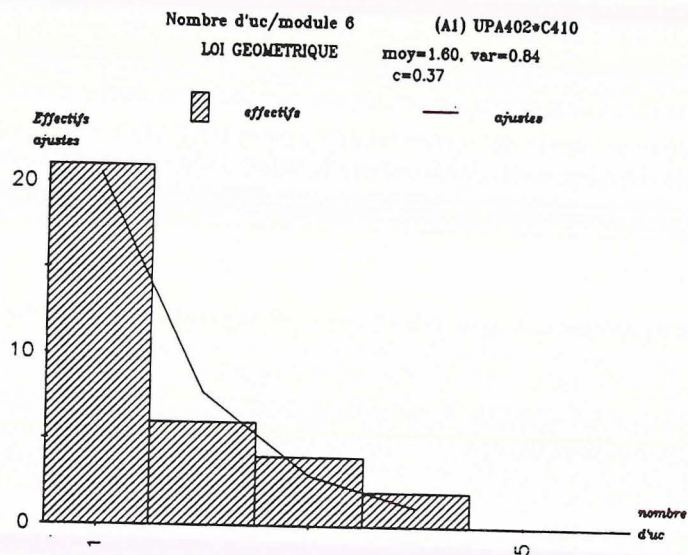
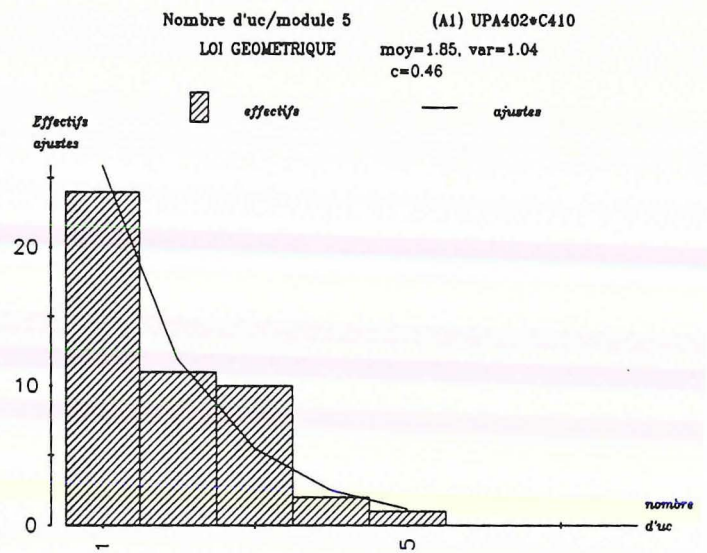
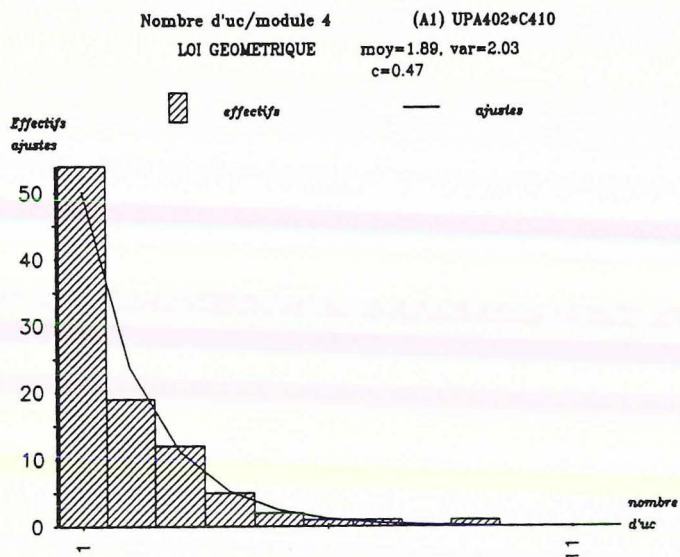
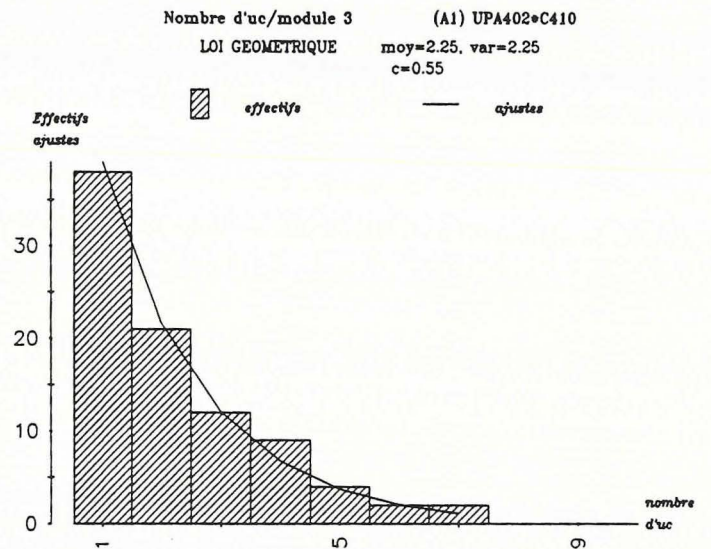
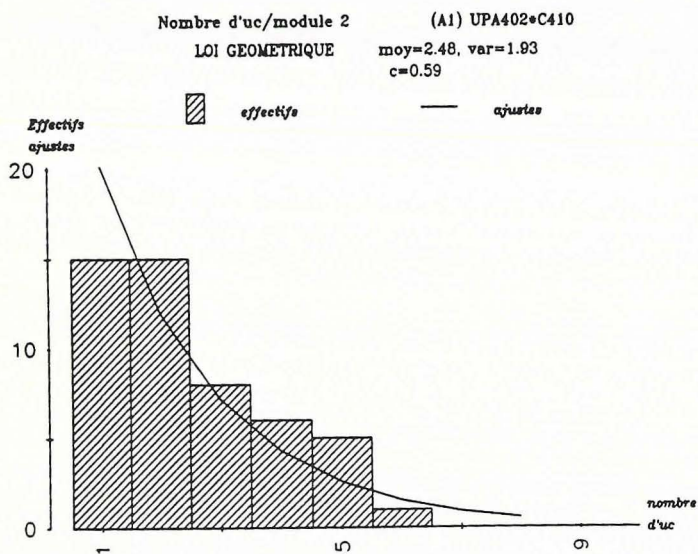
Sa dimension au bout de 17 semaines $N=30.17/0.4=75.4$.

Les méristèmes orthotropes ont donc subi 75 tests d'accroissements avec un taux de réussite de 0.4 pendant ces quatre mois.

Le rythme des méristèmes est donc de $75/17=4.4$ unités de dimension par semaine.

Planche 15

Distribution du nombre d'uc par rang de modules orthotropes.



b. Les lois de croissance, caractérisation du processus de croissance

Définitions:

Le rang d'un module est le résultat d'une numérotation arbitraire faite:

- à partir du sol pour les modules orthotropes.
- à partir de la couronne pour les modules plagiotropes.

Pour rappel, l'unité de croissance (UC) est constituée de la zone d'écailles ou de petites feuilles et de la zone de feuilles qui suit. Ceci correspond aux organes mis en place au cours d'une vague de croissance.

b.1. Loi du nombre d'unités de croissance par module

On étudie la distribution du nombre d'unités de croissance par rang de modules (Planche 15).

Les histogrammes obtenus s'ajustent dans 100% des cas par une loi géométrique.

Il faut d'autre part souligner qu'aucun résultat ne sera donné pour le module de rang 1, la plupart des lectures sur ce rang étant impossible, les cicatrices ayant pratiquement toutes disparu.

Concrètement, la loi géométrique est la loi d'arrêt. Elle est caractérisée par le paramètre c qui représente la probabilité de survie d'un module de rang n . L'évènement "mortalité" est distribué de façon aléatoire au cours de la construction modulaire du tronc.

Tableau 3: Probabilités de viabilité en fonction du rang du module orthotrope:

rang	2	3	4	5	6
c	0.59	0.55	0.47	0.46	0.37

On constate que cette probabilité est constante quel que soit le rang du module (mis à part les modules de rang 1 et 2).

Tableau 4 Moyenne et variance du nombre d'unités de croissance par rangs de module:

rang	2	3	4	5	6
moy	2.48	2.25	1.89	1.85	1.6
var	1.93	2.25	2.03	1.04	0.84

Les tailles moyennes des modules, en nombre d'uc, sont sensiblement constantes. On n'observe pas de dérive significative (REFFYE et al, 1990) sur les modules qui se serait traduite par une augmentation ou une diminution du nombre d'unités de croissance pour des rangs de modules croissants.

b.2. Loi du nombre d'entre-noeud par unité de croissance

On s'intéresse tout d'abord à l'évolution des valeurs moyennes du nombre d'entre-noeuds des unités de croissance en fonction de leur rang et du rang du module qui les porte.

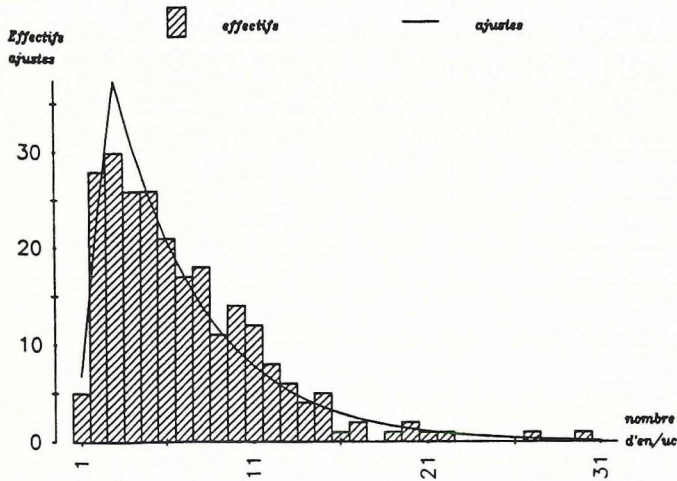
Tableau 5 Moyennes et Variances des nombres d'entre-noeuds par unité de croissance:

N°uc	Rang du module				
	2	3	4	5	6
uc1	m=7.6 v=16.9	m=6.5 v=18.3	m=6.9 v=14	m=8 v=20.1	m=6.1 v=13.7
uc2	m=5.8 v=7.4	m=6.2 v=18.9	m=6.3 v=18	m=5.8 v=15.1	m=3.8 v=12.6
uc3	m=4.7 v=5.8	m=7 v=41.4	m=6.1 v=15.3	m=3.7 v=9.3	m=4.1 v=10.7

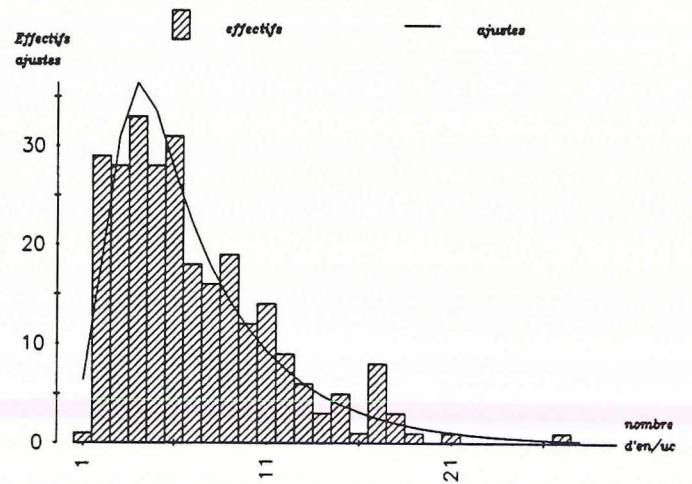
Pour un rang de module donné, les nombres moyens en entre noeuds des unités de croissance sont constants. Cette homogénéité se retrouve également sur des rangs croissants de modules porteurs pour une unité de croissance donnée.

Distribution du nombre d'entre-nœuds par unité de croissance en
fonction du rang des modules orthotropes.

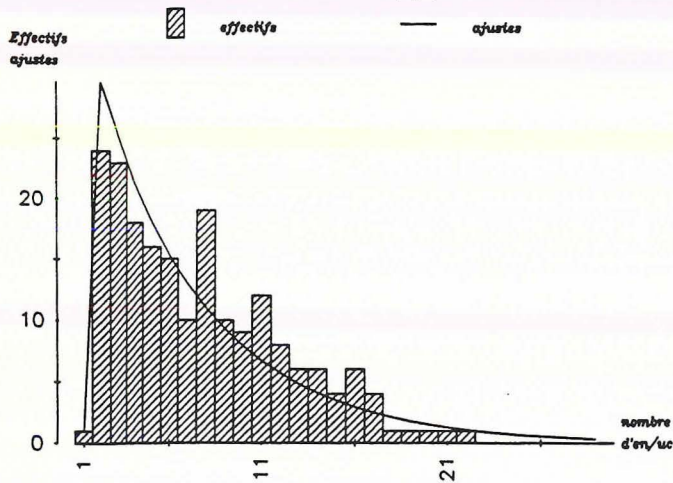
Nombre d'entre-nœuds/UC, module 2, UPA402-C410
LOI BINOMIALE+ LOI GEOMETRIQUE, moy=6.88, var=21.3
 $n=3$, $b=0.74$, $\alpha=1$, $c=0.82$



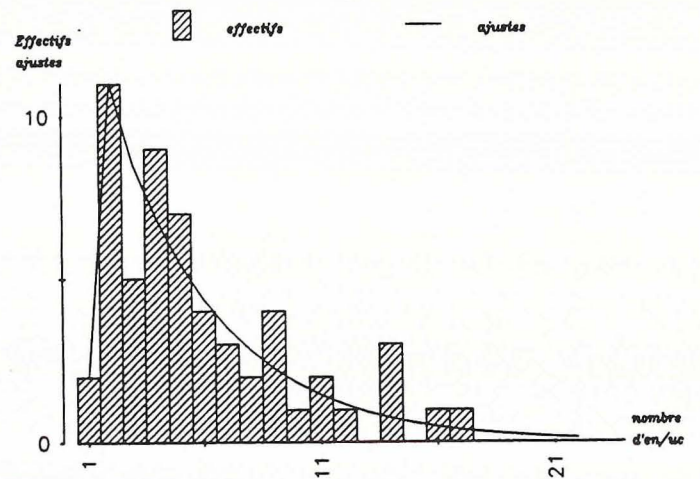
Nombre d'entre-nœuds/UC, module 3, UPA402-C410
LOI BINOMIALE+ LOI GEOMETRIQUE, moy=7.02, var=18.6
 $n=6$, $b=0.48$, $\alpha=0.99$, $c=0.80$



Nombre d'entre-nœuds/UC, module 4, UPA402-C410
LOI BINOMIALE+ LOI GEOMETRIQUE, moy=7.53, var=21.6
(rejet)



Nombre d'entre-nœuds/UC, module 5, UPA402-C410
LOI BINOMIALE+ LOI GEOMETRIQUE, moy=5.82, var=15.6
 $n=2$, $b=0.90$, $\alpha=0.99$, $c=0.80$



Les histogrammes du nombre d'entre-nœuds par unité de croissance s'ajustent par la convolution d'une loi binomiale par une loi géométrique (Planche 16).

Tableau 6 Ajustements des distributions des nombres d'entre-nœuds par unité de croissance:

rang	eff	moy	var	n	b	alpha	c	nb
2	241	6.88	21.3	3	0.74	1	0.8	2.2
3	267	7.02	18.6	6	0.48	0.99	0.8	2.8
4	196	7.53	21.6	rejet				
5	56	5.8	15.6	2	0.9	0.99	0.8	1.8

Soit X la variable aléatoire représentant le nombre d'entre-nœuds mis en place par unité de croissance.

Notons que $X=A+B$, A suit une loi binomiale de paramètre (n,b) et B suit une loi géométrique de paramètre c, probabilité d'arrêt du processus de croissance.

La probabilité pour qu'une unité de croissance ait k entre-nœuds est égale à

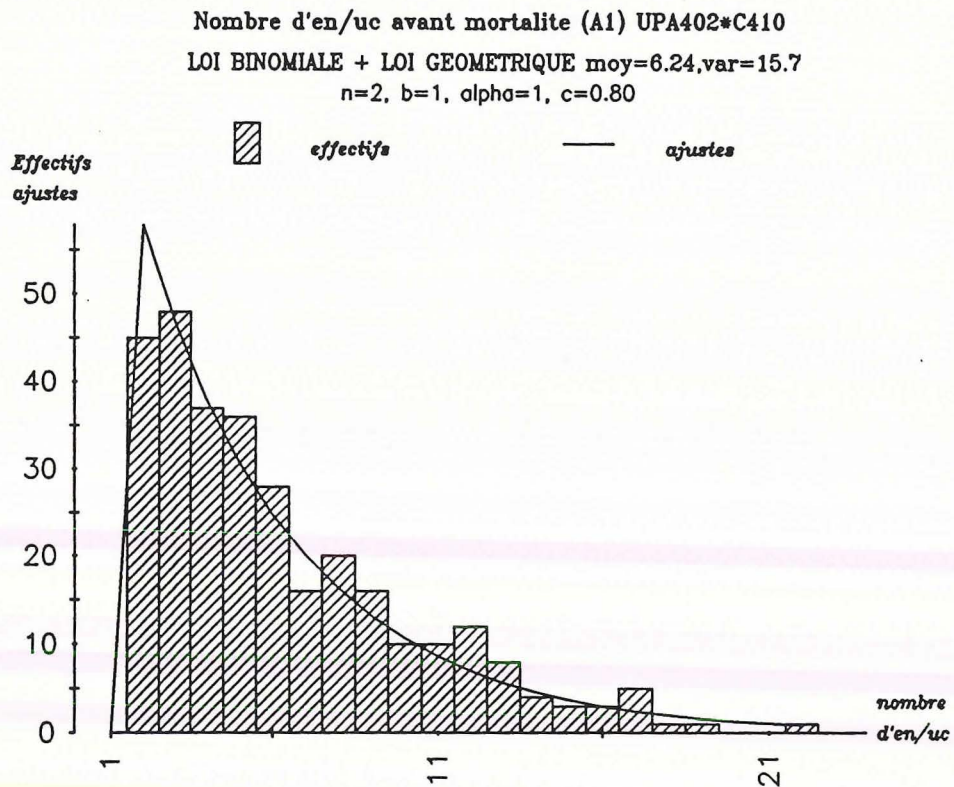
$$P(X=k) = \sum_{l=1}^k P(A=l) * P(B=k-l)$$

La distribution du nombre d'entre-nœuds par unité de croissance résulte de la superposition de deux processus qui sont un processus de croissance pure et un processus d'arrêt déterminant la durée d'une vague de croissance. L'arrêt marque la fin de construction de l'unité de croissance.

Au niveau des histogrammes obtenus, la forme de la distribution binomiale est ainsi très rapidement modifiée par la traîne exponentielle qui se superpose.

Le mode du pic binomial est égal à 2-3, ceci représente une dimension minimale (exprimée ici en nombre d'entre-nœud) avant laquelle l'arrêt marquant la fin de construction de l'unité de croissance ne se produit pas. La probabilité de faire un nouvel entre-nœud est alors égale à 1.

Distribution du nombre d'entre-nœuds de l'unité de croissance
avant une mortalité.



Cas de l'unité de croissance avant un point de mortalité:

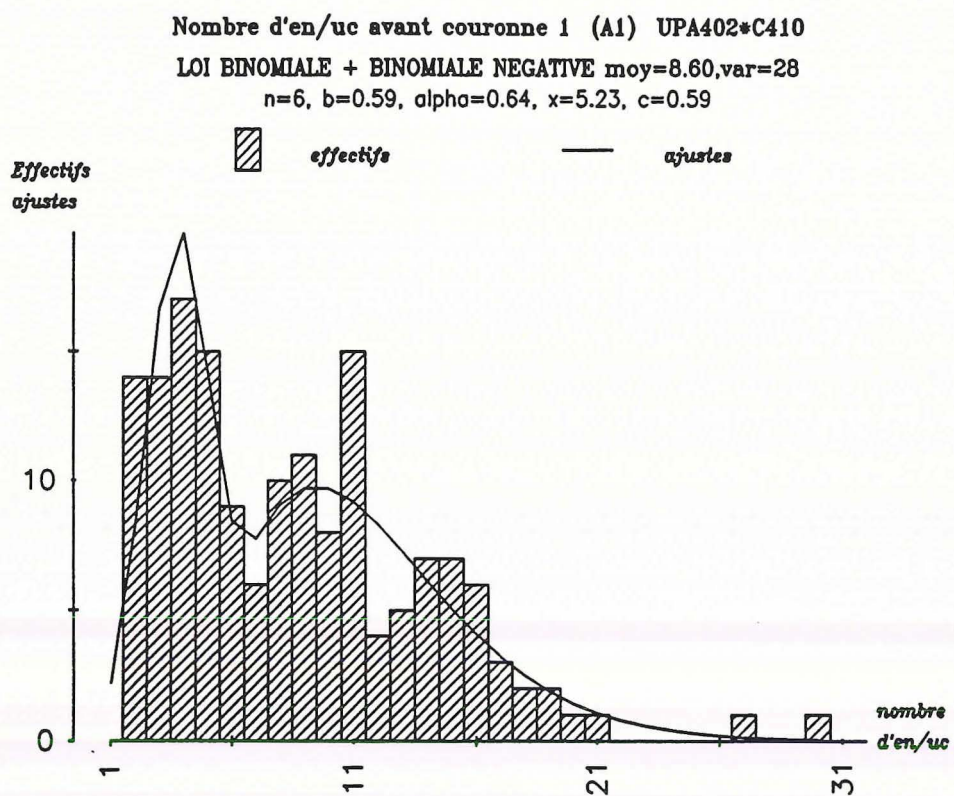
Le nombre moyen d'entre-noeuds, pour cette unité de croissance est comparable à celui observé pour les autres unités de croissance .

Il est égal à 6.24 pour l'hybride UPA402*C410.

Ceci porte à croire que la mortalité intervient, de façon aléatoire, en fin de construction de l'unité de croissance.

L'histogramme construit est ajusté par la convolution d'une loi binomiale par une loi géométrique (Planche 17). La mortalité supplante très rapidement le phénomène de croissance, c est la probabilité de survie de cette unité de croissance mais plus largement du module tout entier.

Distribution du nombre d'entre-noeuds de l'unité de croissance portant une couronne.



b.3. Apparition de la plagiotropie

Les modalités de mise en place de la couronne restent encore méconnues, de nos jours. Ainsi par un certain nombre d'analyses, nous allons nous efforcer de clarifier certains points.

Trois traitements importants ont été effectués:

1. La construction de l'histogramme du nombre d'entre-noeuds de l'unité de croissance portant la couronne (Planche 18).
2. Celle de l'histogramme du nombre d'unités de croissance pour le super-module 1 (Planche 19).
3. Celle de l'histogramme du nombre de modules pour le super-module 1 (Planche 19).

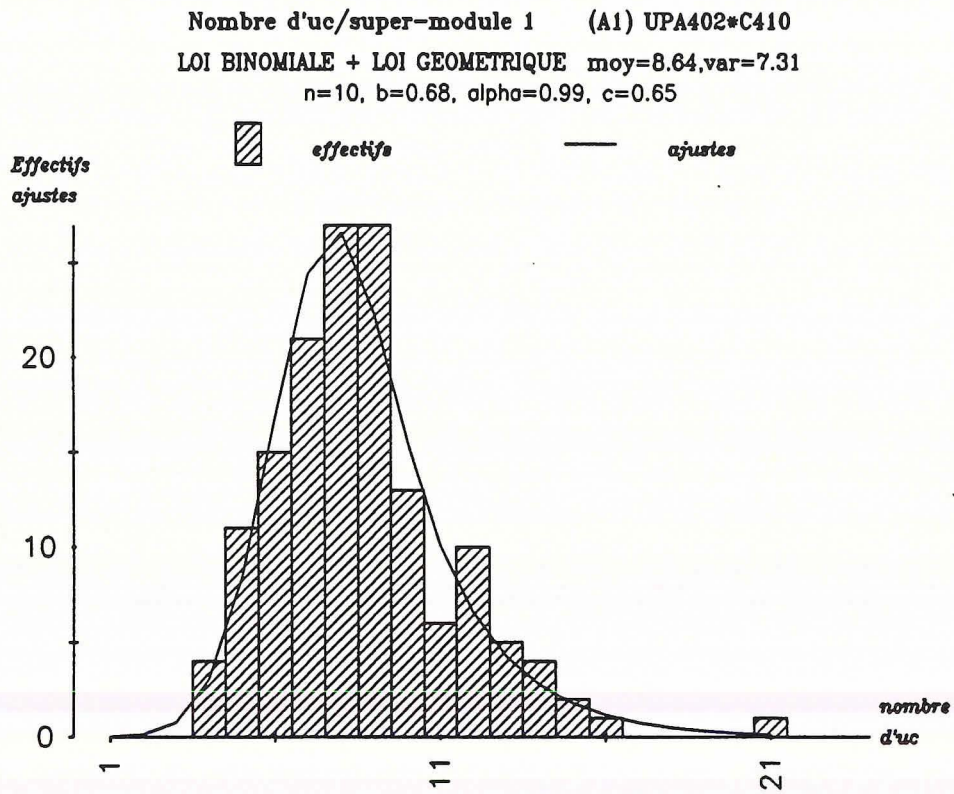
b.3.1. Loi du nombre d'entre-noeuds de l'uc portant la couronne

Le nombre moyen d'entre noeuds de cette unité de croissance est comparable aux autres uc. L'installation de la couronne se produit en fin de construction de l'unité de croissance porteuse. On retrouve les mêmes analogies qu'avec l'unité de croissance sous le point de mortalité. Mais cela ne permet pas de dire que ces phénomènes sont liés.

On remarque que l'établissement de la couronne peut se faire aussi bien sur des unités de croissance longues ou courtes. La probabilité pour qu'une couronne se mette en place n'est donc pas constante.

La moyenne du nombre d'entre-noeuds de l'unité de croissance portant la couronne est de 8.60.

Planche 19



Distribution du nombre d'uc pour le super-module 1

b.3.2. Loi du nombre d'unités de croissance pour le super-module 1

Nous cherchons à montrer si la couronne se met en place ou pas au bout d'un temps fixe de fonctionnement du méristème orthotrope.

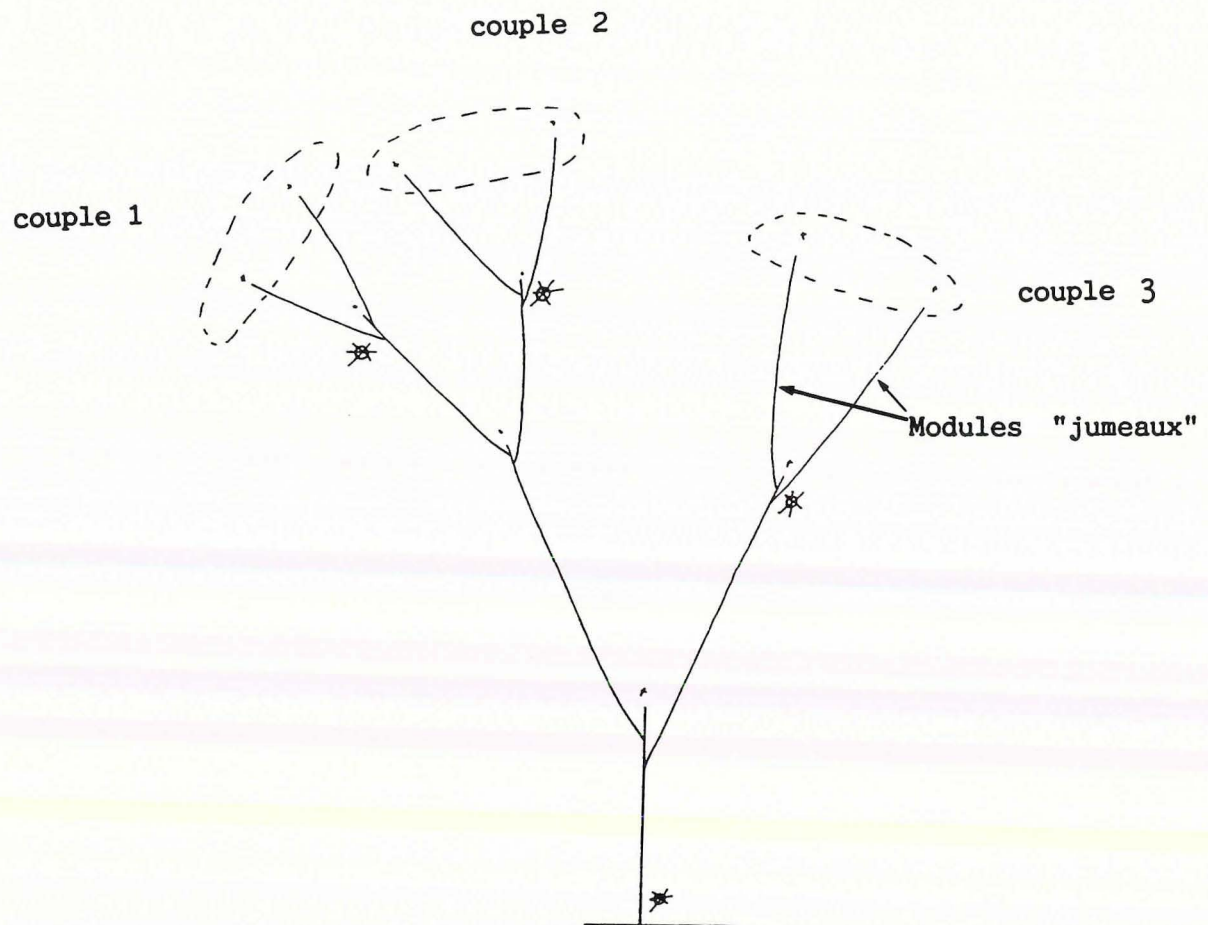
Si l'apparition de la couronne peut se produire à tout moment, la distribution du nombre d'unités de croissance pour un super-module s'ajustera par une loi géométrique.

En revanche, si elle se produit à un moment donné, la distribution observée s'ajustera par une loi binomiale ou une loi de Solignac.

Rappelons qu'un super-module est constitué d'un ensemble de modules. Chaque module a un développement retardé. Il existe donc un temps de latence t avant la mise en place d'un nouveau module. Si t est du même ordre de grandeur que le temps de pause entre la mise en place de deux unités de croissance et si ce temps de pause est supposé supérieur au temps d'élongation de l'unité de croissance, la distribution du nombre d'unité de croissance par super-module s'ajustera théoriquement par une loi de Solignac.

L'histogramme de répartition observé à une forme en cloche et s'ajuste parfaitement par la convolution d'une loi binomiale de paramètres (n, b) par une loi géométrique de paramètres (c) . (Planche 19)

On peut parler de maturité physiologique de l'axe orthotrope. Cette maturité atteinte, la couronne se met en place.



b.3.4. Simultanéité entre modules (Planche 20)

Rappelons que le processus de mortalité qui touche un module de rang n peut être suivi de la mise en place de plusieurs modules de rang n+1, porteurs de couronnes. Ces derniers peuvent être qualifiés de "jumeaux".

Considérons 24 couples de deux modules "jumeaux". On compare les longueurs (en nombre d'uc) des modules jumeaux par couple aux longueurs des autres couples. On montre ainsi si l'établissement des couronnes est ou n'est pas simultané pour deux modules jumeaux. L'outil mathématique utilisé est le test de Fisher-Snedecor.

Le résultat de ce test est significatif. Par conséquent les couronnes s'établissent de manière simultanée.

Il est possible de faire une estimation de l'activité b. Le fonctionnement du module est supposé binomial, d'où:

$$\begin{aligned} m &= nb \\ m &= \sum_{i=1}^n m_i \\ v &= nb(1-b) \\ v &= \sum_{i=1}^n v_i \end{aligned}$$

$$v = m(1-b), \quad v/m = 1-b, \quad b = 1-v/m \quad b \text{ est supposé constant}$$

L'estimation de l'activité b ainsi calculée est égale à 0.57.

L'activité est relativement élevée, ceci est compatible avec les valeurs obtenues pour d'autres plantes.

Tableau 7: Nombre moyen de rameaux plagiotropes par couronne de niveau 1:

module	couronne 1
2	moy=3 var=2.8
3	moy=3.8 var=1.9
4	moy=3.2 var=1.9
5	moy=3.7 var=2.7
6	moy=3.6 var=2.4

Tableau 8 Nombre moyen en unités de croissance des modules:

position	couronne 1
1	moy=2.00 var=1.06
2	moy=1.97 var=1.18
3	moy=1.71 var=0.89
4	moy=1.86 var=0.84
5	moy=1.70 var=0.81

5.1.2. Sur les plagiotropes

On réalisera au fur et à mesure de l'établissement des résultats une comparaison entre les niveaux de couronne les plus fréquemment mis en place, c'est-à-dire le niveau de couronne 1 et 2.

Il faut remarquer que l'étude des rameaux (A2) est plus facile pour les jeunes cacaoyers. La somme de données récoltées est pour cette tranche d'âge et cette catégorie, la plus importante. Pour les rameaux (A3) et (A4), les données proviennent des mesures faites sur les cacaoyers âgés de 4 ans.

a. Les branches maîtresses (A2)

a.1. Nombre moyen de rameaux (A2) par couronne

On n'a pas de variation du nombre moyen de branches plagiotropes (A2) en fonction du rang du module orthotrope porteur.

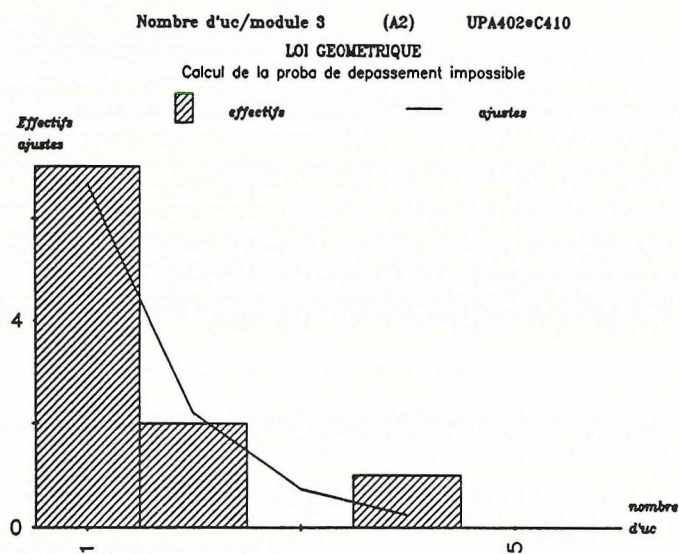
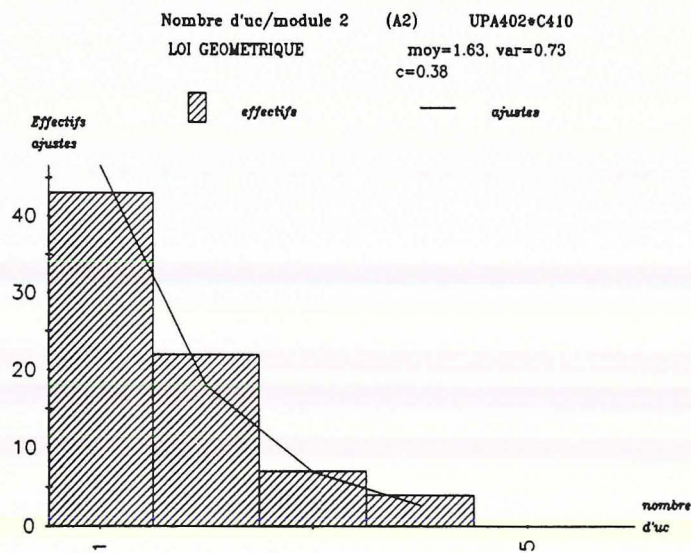
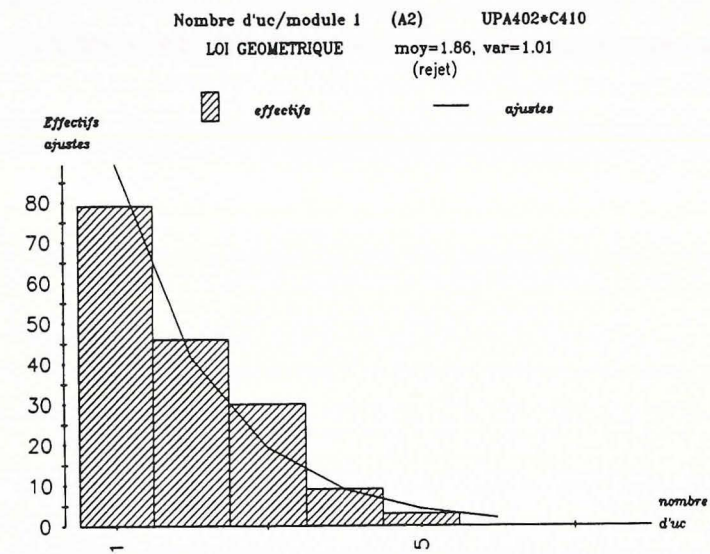
a.2. Loi du nombre d'unités de croissance par modules

Le nombre moyen d'unités de croissance des modules de rang 1 des branches de la couronne de niveau 1, en fonction de leur position, est constant.

Toutes les positions sont équivalentes, il n'existe aucun gradient acrotone.

Planche 21

Distribution du nombre d'uc par rang de modules plagiotropes (A2)



Par la suite il est intéressant de comparer les nombres moyens d'unités de croissance par rang de module:

Tableau 9 Nombre moyen en unités de croissance des modules plagiotropes:

module	couronne 1
1	moy=1.86 var=1.01
2	moy=1.63 var=0.73
3	moy=1.50 var=0.85

On constate que le nombre d'unités de croissance des (A2), en fonction du rang des modules, est constant. Il n'existe aucun **gradient de dérive** significative en nombre d'uc.

La loi d'ajustement est une loi géométrique. La mort peut se produire à tout moment (Planche 23).

Tableau 10 Ajustements des nombres d'unités de croissance par rang de modules:

rang	moy	var	ajusté par une loi
1	1.86	1.01	géométrique (rejet)
2	1.63	0.73	géométrique c=0.39
3	1.50	0.85	géométrique c incalculable

Tableau 11 Nombre d'entre-noeuds des unités de croissance en fonction de leur rang et du rang du module porteur:

module	pos	uc1	uc2	uc3	uc4
1	1	3.83	5.71	5.22	6.28
	2	4.58	5.45	5.82	5.57
	3	3.85	6.15	5.18	
	4	3.45	6.44		
	5	4.20	5.76	6.20	
2	1	5.37	5.86	5.76	
3	1	5.37			

uc1= uc proximale

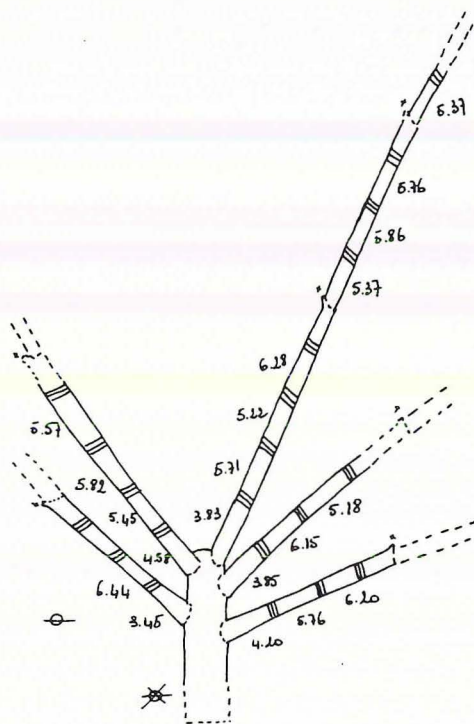


fig 1 Nombres moyens en entre-noeuds/uc replacé sur la couronne 1

a.3. Loi du Nombre d'entre-noeud par unités de croissance

Le tableau 11 (Planche 22) résume les nombres moyens en entre-noeuds des unités de croissance en fonction de leur rang et du rang des modules porteurs.

Aucun gradient acrotonne et aucun gradient de dérive en nombre moyen d'entre-noeuds sur les unités de croissance, n'existent sur les branches (A2).

Toutes les unités de croissance mise à part l'unité de croissance sous les points de mortalité sont équivalentes. Elles peuvent donc être regroupées.

Nous remarquons néanmoins que le nombre d'entre-noeuds de l'uc de rang 1 est légèrement inférieur à celui des uc qui suivent. Il existe donc un léger effet de base, l'uc basale étant plus courte.

Les histogrammes obtenus à partir de ces regroupements s'ajustent parfaitement par la convolution d'une loi binomiale par une loi géométrique, déjà rencontrée pour le tronc (Planche 23).

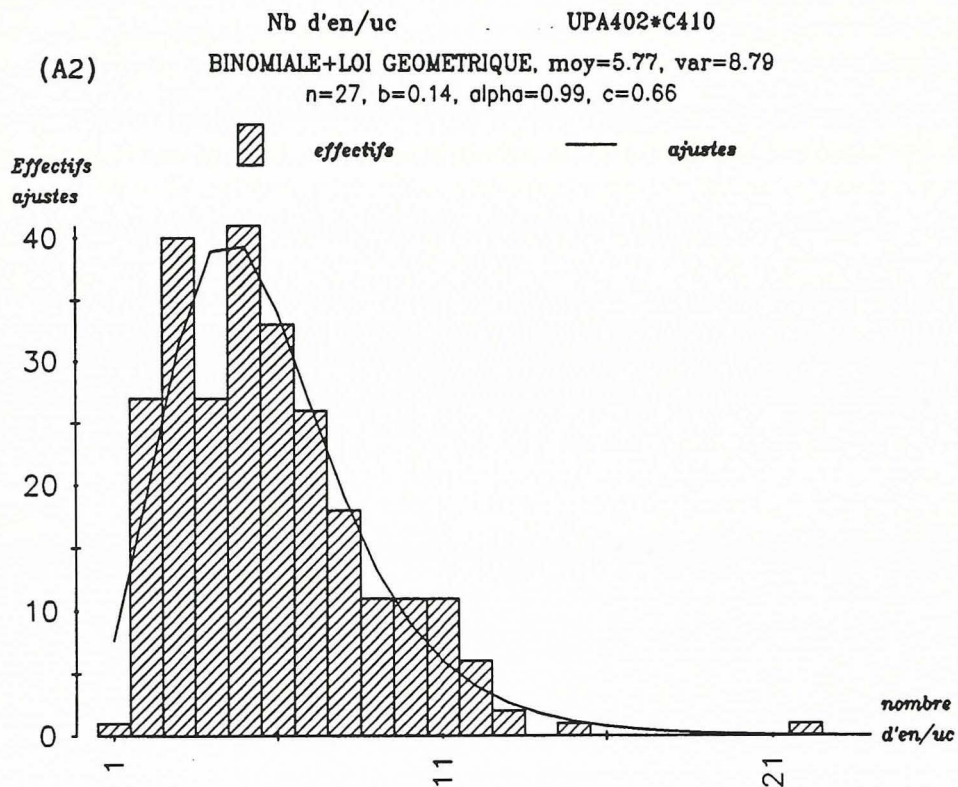
Les valeurs estimées des paramètres sont:

$$n=27, b=0.14, \alpha=0.99, \text{ et } c=0.66$$

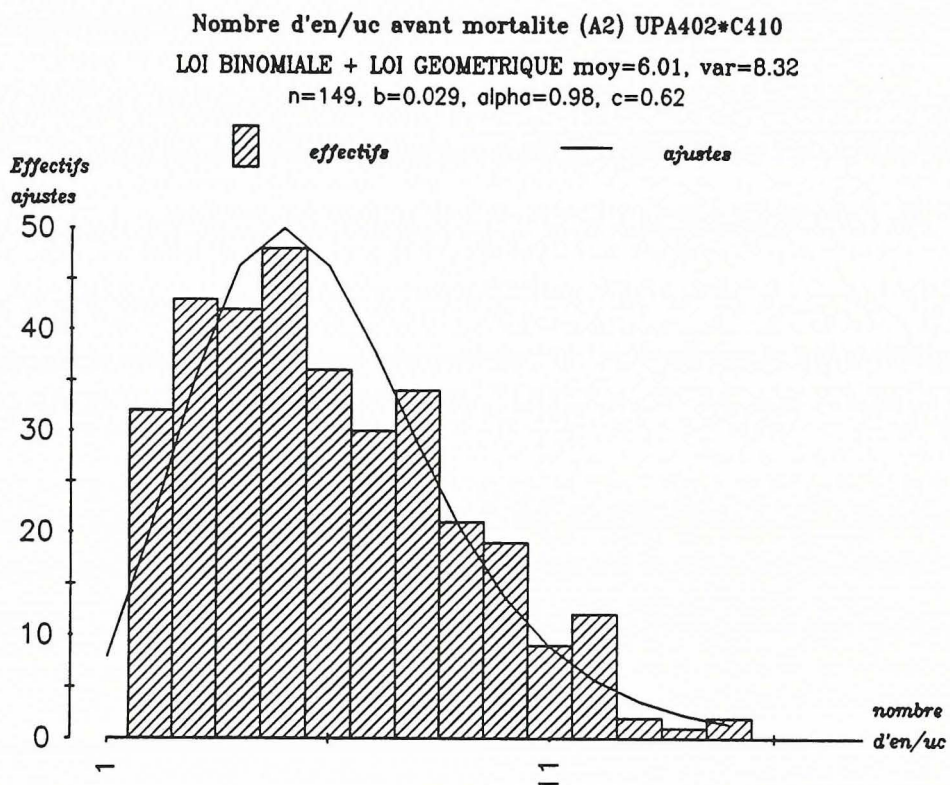
n: dimension moyenne estimée du méristème plagiotrope des branches (A2).

b: son activité.

c: probabilité d'arrêt, constante quelque soit le rang de l'unité de croissance.



Distribution du nombre d'entre-nœuds par uc des (A2)



Distribution du nombre d'entre-nœuds de l'uc avant un point de

mortalité (A2)

Tableau 12: Ajustements des nombres d'unités de croissance par modules:

rameau	module	couronne 1				couronne 2			
		eff	moy	var	c	eff	moy	var	c
(A3)	1	89	2.66	4.9	0.62	77	3.48	6.5	0.71
	2	62	3.22	5.36	0.69	45	3.93	5.44	0.74
	3	33	2.51	3.58	0.60	20	2.5	2.5	0.60
	4	20	3.45	8.2	0.71				
(A4)	1	222	2.46	4.43	0.59	114	2.4	2.81	0.58
	2	120	2.32	3.43	0.56	30	2.36	2.96	0.57
	3	38	2.13	2.64	0.53				

b. Les rameaux (A3), (A4)

Les analyses conduites sur les axes suivants aboutissent à la même conclusion que celle qui s'applique aux branches maîtresses.

Ce paragraphe ne comprend donc qu'une synthèse des résultats obtenus.

b.1. Nombre d'unités de croissance par module (Planches 24 et 25)

A partir de ces résultats, on peut constater que pour un ordre donné la probabilité de viabilité des portions est constante quel que soit le rang considéré. On peut donc en déduire des probabilités de viabilité moyennes par catégorie:

Tableau 13 Probabilité moyenne de viabilité en fonction du niveau de couronne:

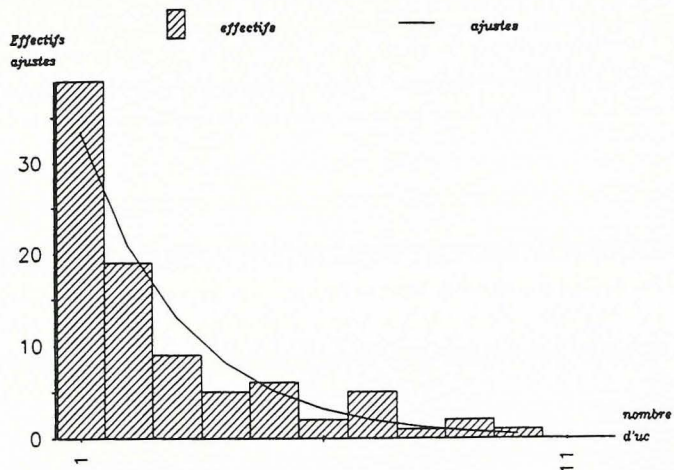
	couronne 1	couronne 2
Rameau (A3)	cmoyen=0.65	=0.68
Rameau (A4)	cmoyen=0.56	=0.57

Pour une couronne de niveau donné, on constate une diminution des probabilités de survie, en fonction de la catégorie d'axe considérée. Les rameaux (A3) ont une probabilité de survie plus élevée que les rameaux (A4).

Il n'existe aucune différence significative entre les couronnes de niveaux 1 et 2.

LOI GEOMETRIQUE

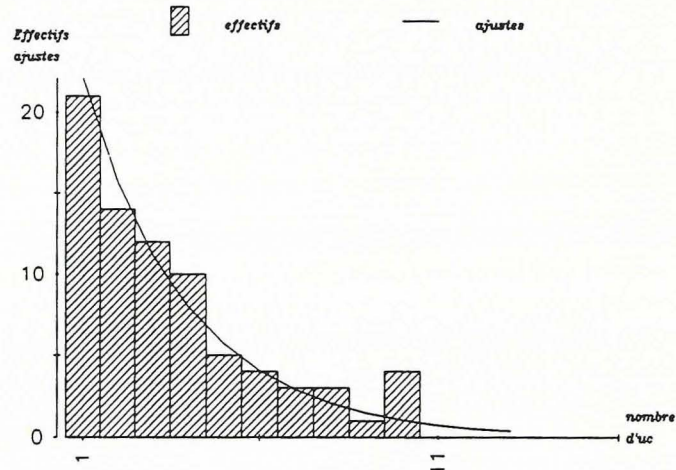
moy=2.66, var=4.92
c=0.62



Nombre d'uc/module 1 (A3) couronne2 UPA402+C410

LOI GEOMETRIQUE

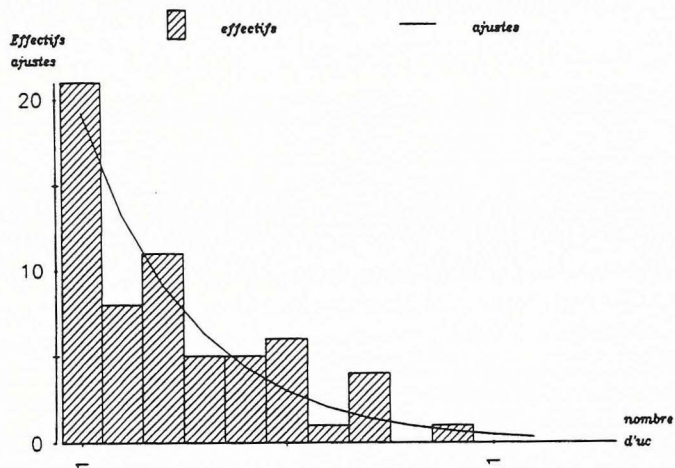
moy=3.48, var=6.50
c=0.71



Nombre d'uc/module 2 (A3) UPA402+C410

LOI GEOMETRIQUE

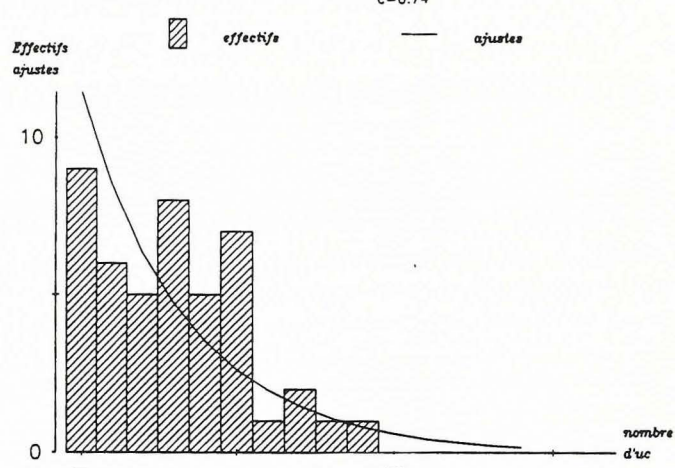
moy=3.22, var=5.38
c=0.69



Nombre d'uc/module 2 (A3) couronne2 UPA402+C410

LOI GEOMETRIQUE

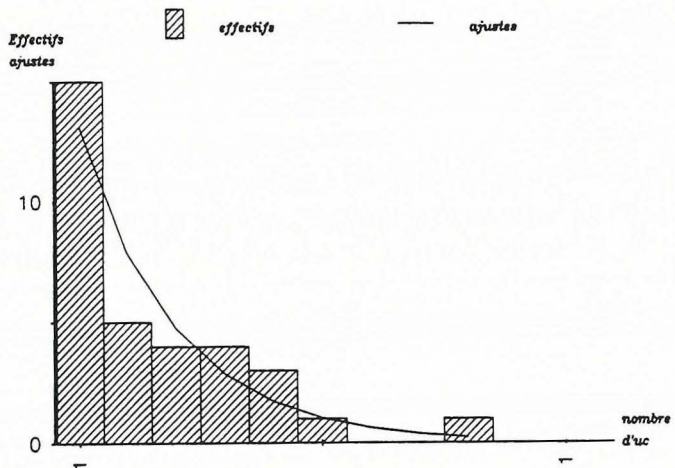
moy=3.93, var=5.44
c=0.74



Nombre d'uc/module 3 (A3) UPA402+C410

LOI GEOMETRIQUE

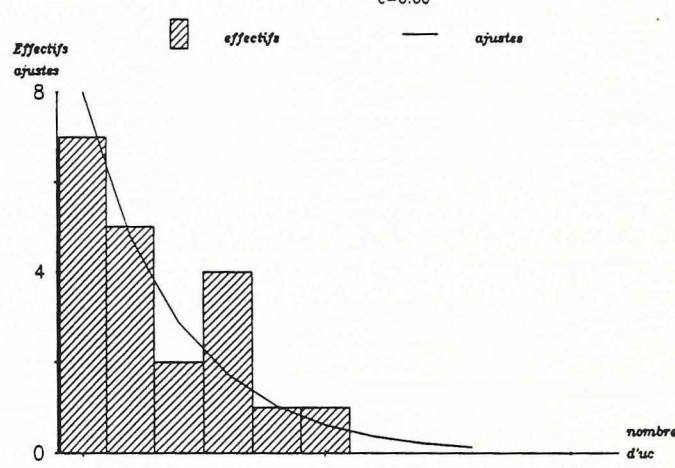
moy=2.51, var=3.58
c=0.60



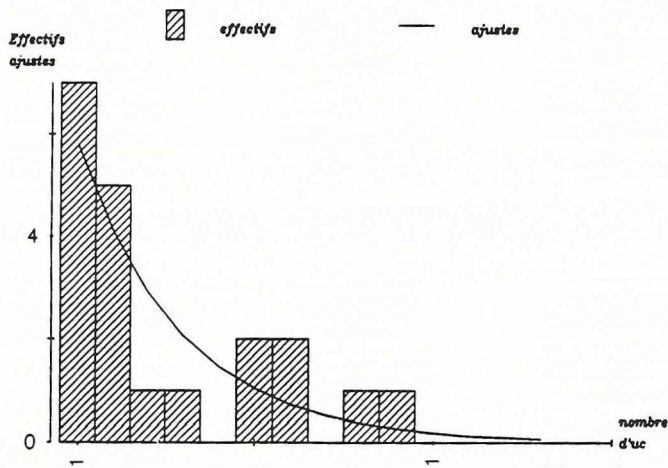
Nombre d'uc/module 3 (A3) couronne2 UPA402+C410

LOI GEOMETRIQUE

moy=2.50, var=2.50
c=0.60



Nb d'uc/module 4 moy=3.45 var=8.24
LOI GEOMETRIQUE c=0.71



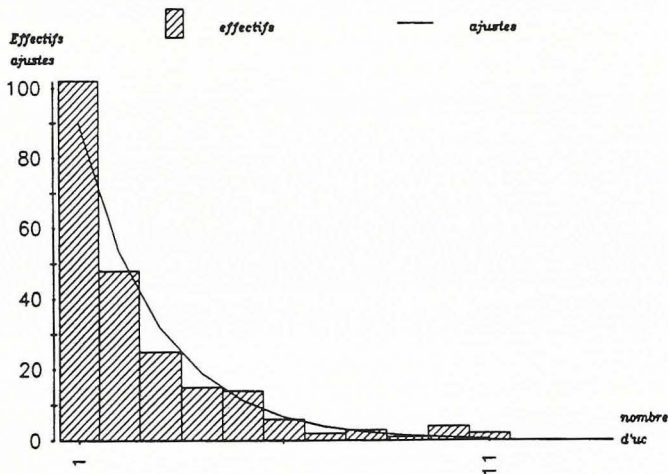
Distribution du nombre d'uc
par rang de modules des (A3)

Planche 25

Distribution du nombre d'uc par rang de modules des (A4)

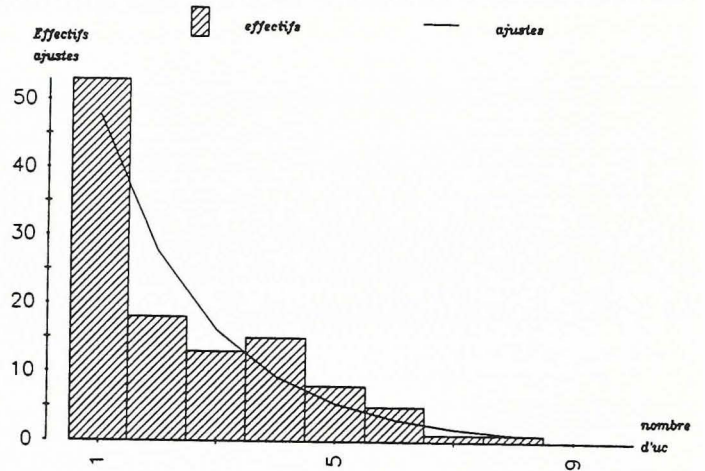
couronne 1

Nombre d'uc/module 1 (A4) UPA402•C410
 LOI GEOMETRIQUE moy=2.46, var=4.43
 c=0.59

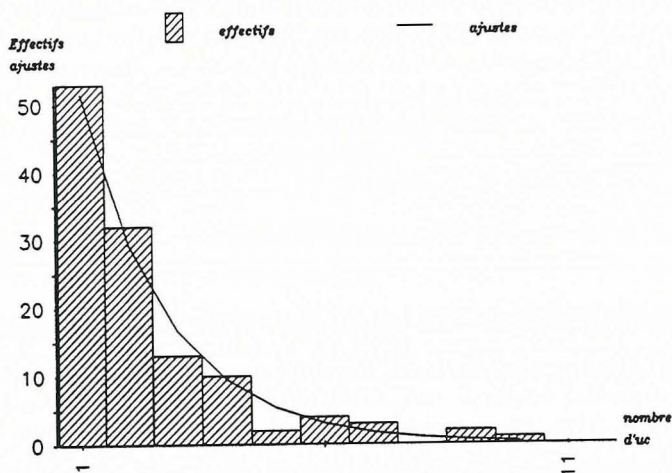


couronne 2

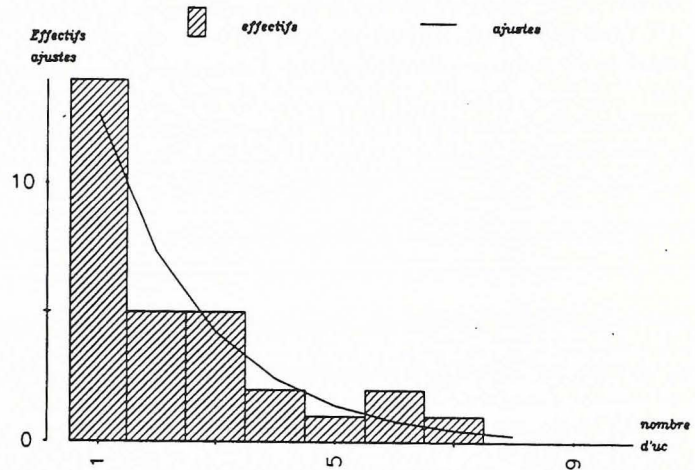
Nombre d'uc/module 1 (A4) couronne2 UPA402•C410
 LOI GEOMETRIQUE moy=2.40, var=2.81
 c=0.58



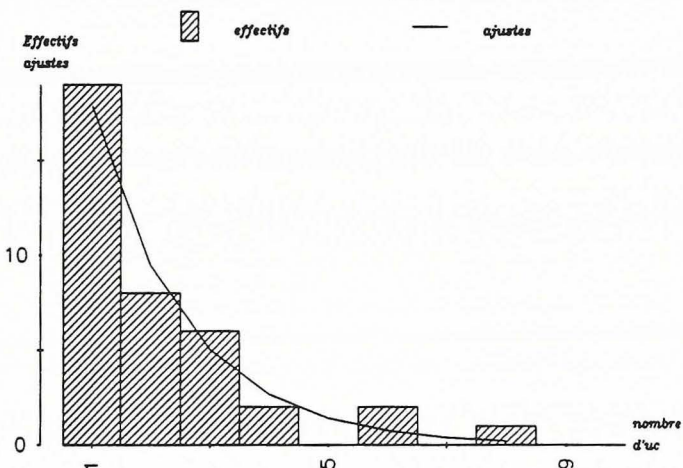
Nombre d'uc/module 2 (A4) UPA402•C410
 LOI GEOMETRIQUE moy=2.32, var=3.43
 c=0.56



Nombre d'uc/module 2 (A4) couronne2 UPA402•C410
 LOI GEOMETRIQUE moy=2.36, var=2.96
 c=0.57

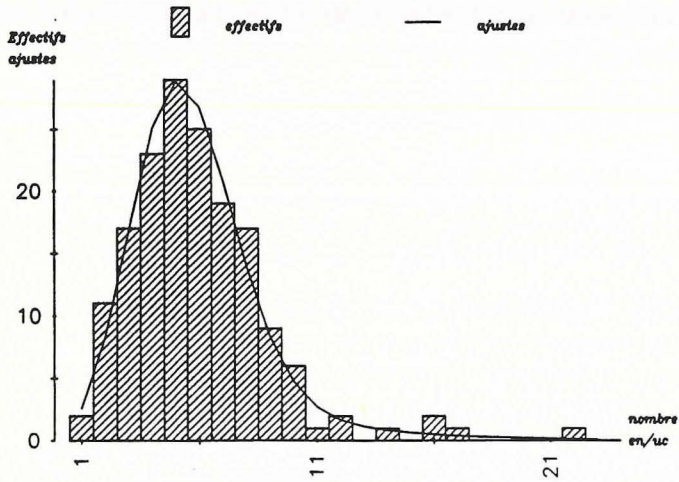


Nombre d'uc/module 3 (A4) couronne1 UPA402•C410
 LOI GEOMETRIQUE moy=2.13, var=2.64
 c=0.53



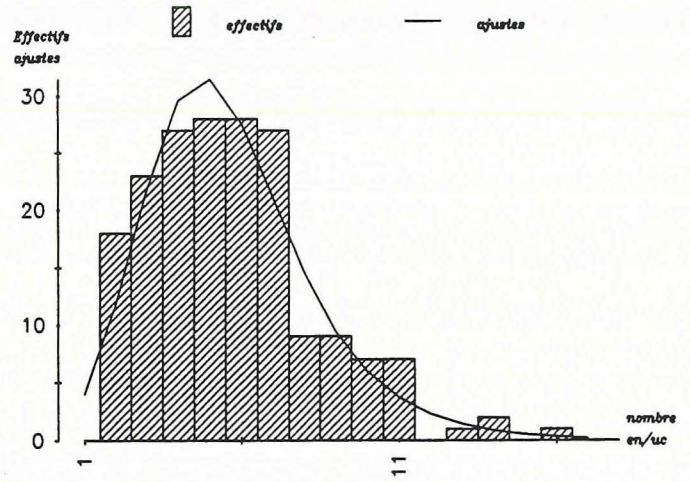
couronne 1

Nombre d'en/uc (A3), UPA402-C410, couronne 1
LOI BINOMIALE + LOI GEOMETRIQUE, moy=5.97, var=9
n=30, b=0.17, alpha=0.15, c=0.79

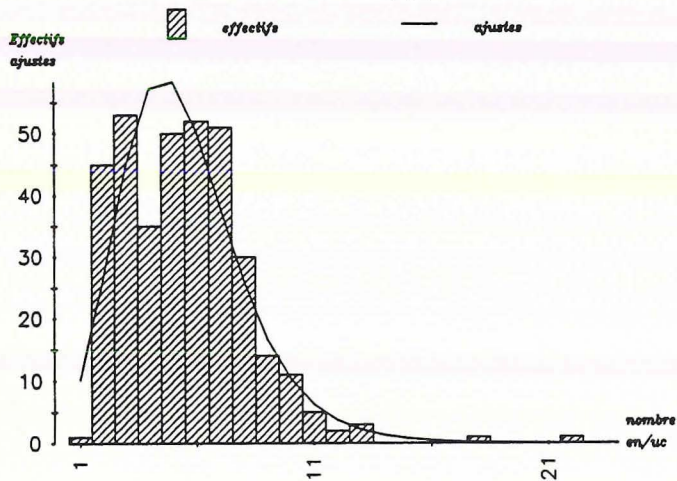


couronne 2

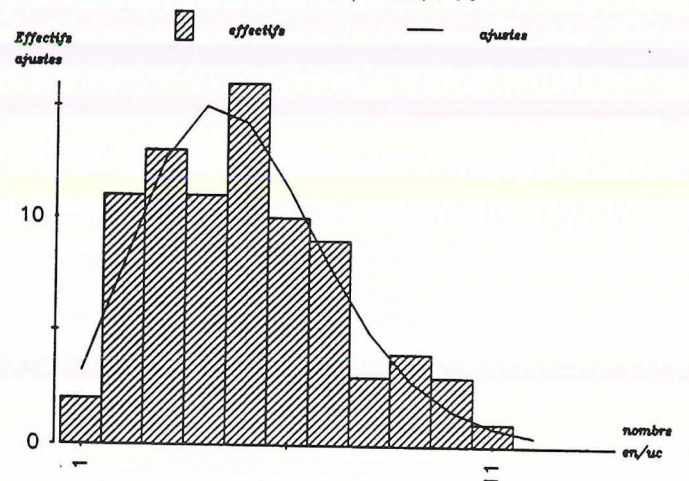
Nombre d'en/uc (A3), UPA402-C410, couronne 2
LOI BINOMIALE + LOI GEOMETRIQUE, moy=5.70, var=7
n=16, b=0.25, alpha=0.97, c=0.62



Nombre d'en/uc (A4), UPA402-C410, couronne 1
LOI BINOMIALE + LOI GEOMETRIQUE, moy=5.48, var=7.1
(rejet)



Nombre d'en/uc (A4), UPA402-C410, couronne 2
LOI BINOMIALE + LOI GEOMETRIQUE, moy=4.95, var=5.3
n=30, b=0.13, alpha=0.98, c=0.51



Distribution du nombre d'entre-nœuds par uc des (A3) des (A4)

b.2. Nombre d'entre-noeuds par unités de croissance (Planche 26)

Les unités de croissance montrent une constance parfaite du nombre d'entre-noeuds.

Pour une catégorie d'axe donnée, toutes les unités de croissance sont donc équivalentes entre elles.

Les distributions observées sont ajustées dans 70% des cas par la convolution d'une loi binomiale par une loi géométrique.

Tableau 14: Ajustements du nombre d'entre-noeuds des unités de croissance:

	couronne 1							
rameau	eff	moy	var	n	b	alpha	c	nb
(A3)	166	6	7.9	30	0.17	0.15	0.79	5.1
(A4)	354	5.5	7.2	rejet				
	Couronne 2							
rameau	eff	moy	var	n	b	alpha	c	nb
(A3)	187	5.7	7	16	0.25	0.97	0.6	4
(A4)	83	4.95	5.32	30	0.13	0.98	0.5	3.9

5.1.3. Synthèse

1. La loi de fonctionnement des modules en nombre d'unités de croissance, est une **loi géométrique** dans la plupart des cas. (Planches 27, 29, 30)

L'origine des mortalités jalonnant un super-module n'a pu être précisément déterminée. Qu'il s'agisse d'un événement d'origine interne ou provoqué par un agent extérieur, la mort sur un module intervient de façon aléatoire, en cours de construction d'une unité de croissance.

2. La loi de fonctionnement des unités de croissance est **une convolution d'une loi binomiale par une loi géométrique**. (Planches 28, 31, 32)

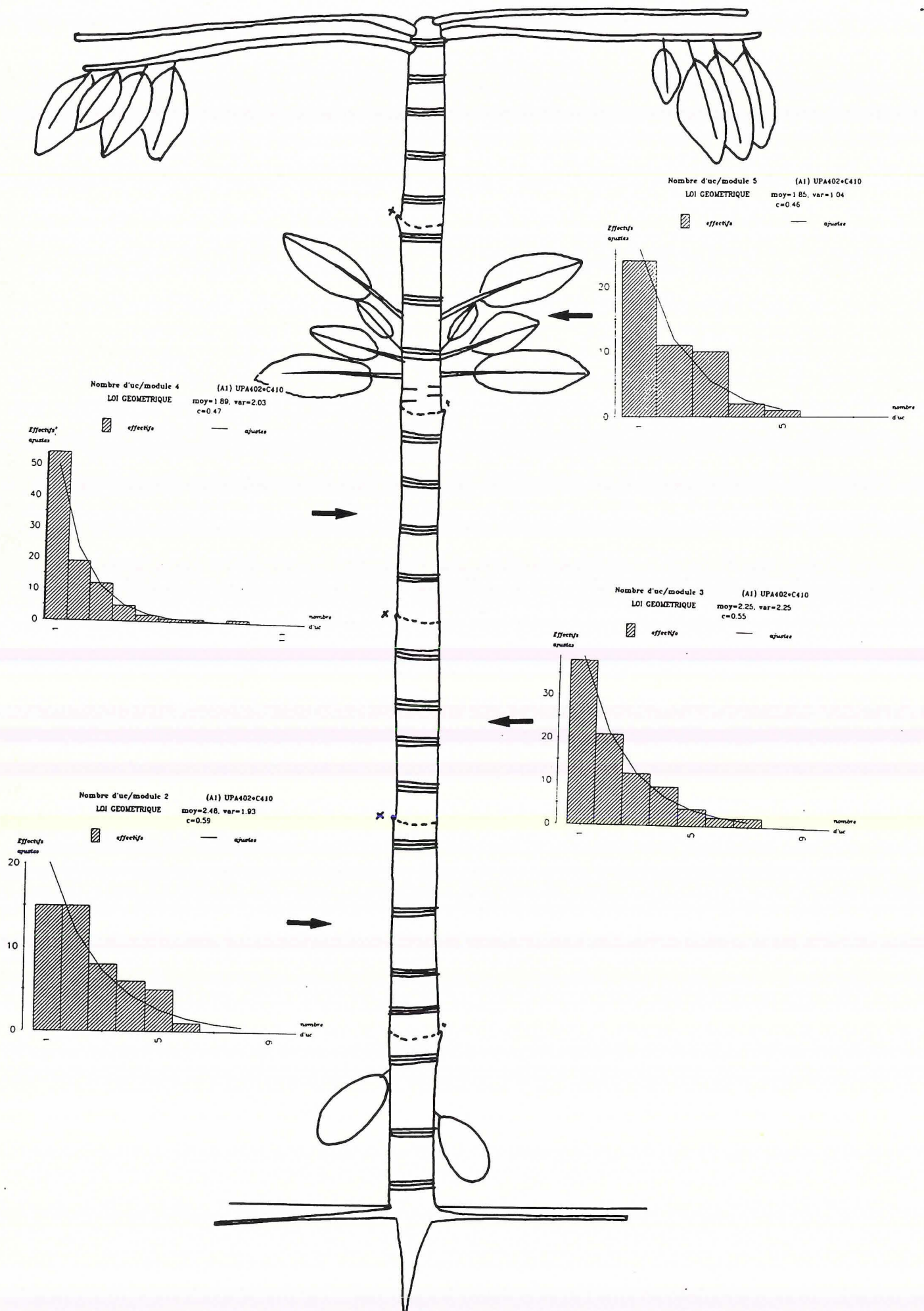
Elle correspond à l'allongement d'une partie du stock d'ébauches contenu dans les bourgeons terminaux pour le tronc et les branches, et à l'allongement des quelques entre-noeuds préformés pour les rameaux (A3) et (A4). Dans le premier cas plusieurs vagues de croissance sont générées par la même phase d'organogénèse. Dans le second cas, une phase d'organogénèse alimente en moyenne une seule vague de croissance (une uc). Il est vraisemblable que dans les deux cas l'on ait plusieurs phases d'organogénèse pour mener à bien la construction d'un module.

Néanmoins l'étude des histogrammes de répartition du nombre d'entre-noeuds obtenus, ne nous permet de confirmer ni d'infirmar ces hypothèses.

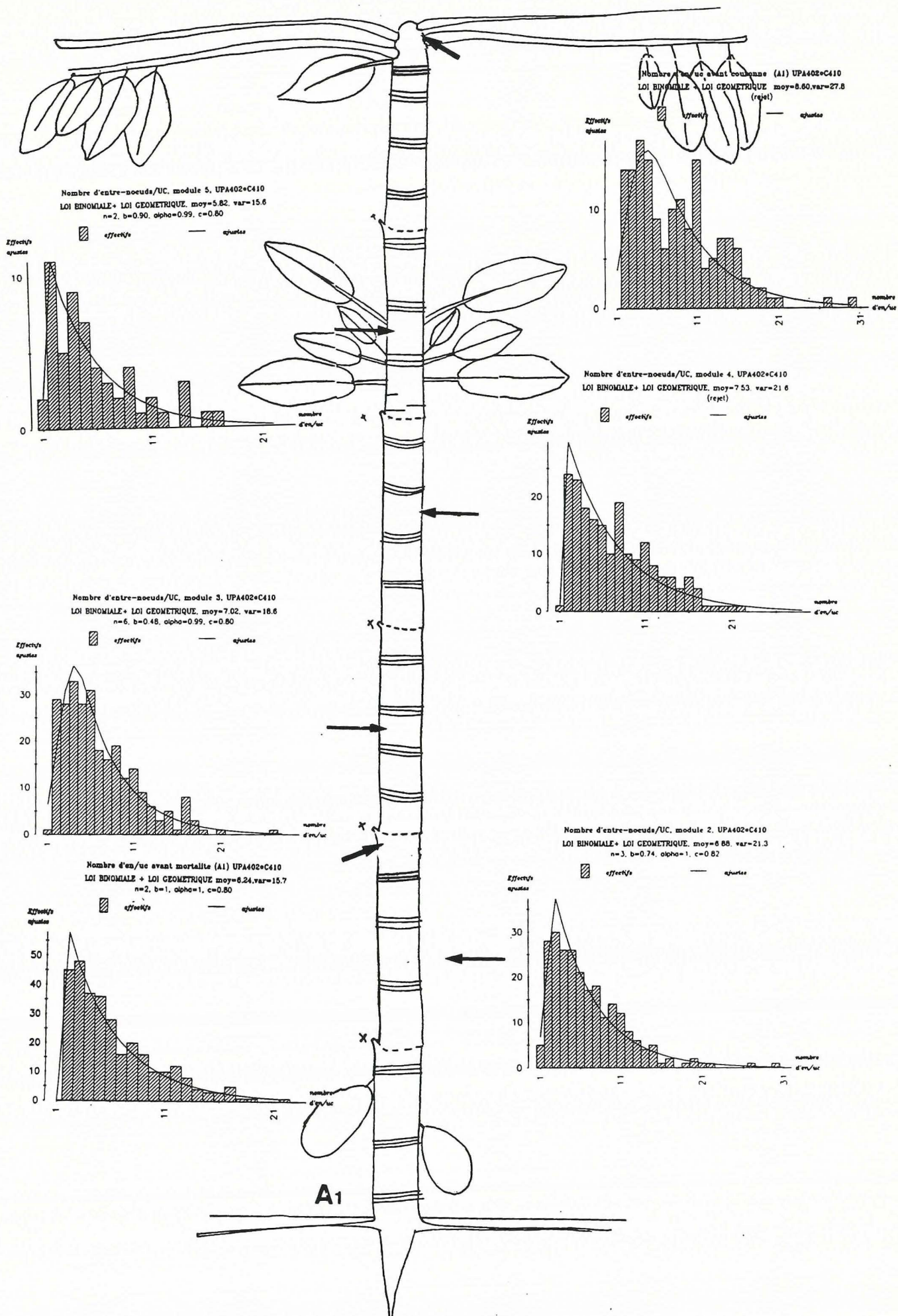
Le fonctionnement d'une unité de croissance est le résultat de deux processus: un processus de croissance pure et un processus d'arrêt de croissance. Le processus d'arrêt ne se produit qu'après la mise en place de trois entre-noeuds, dimension minimale.

On observe une homogénéité remarquable, entre les catégories d'axes.

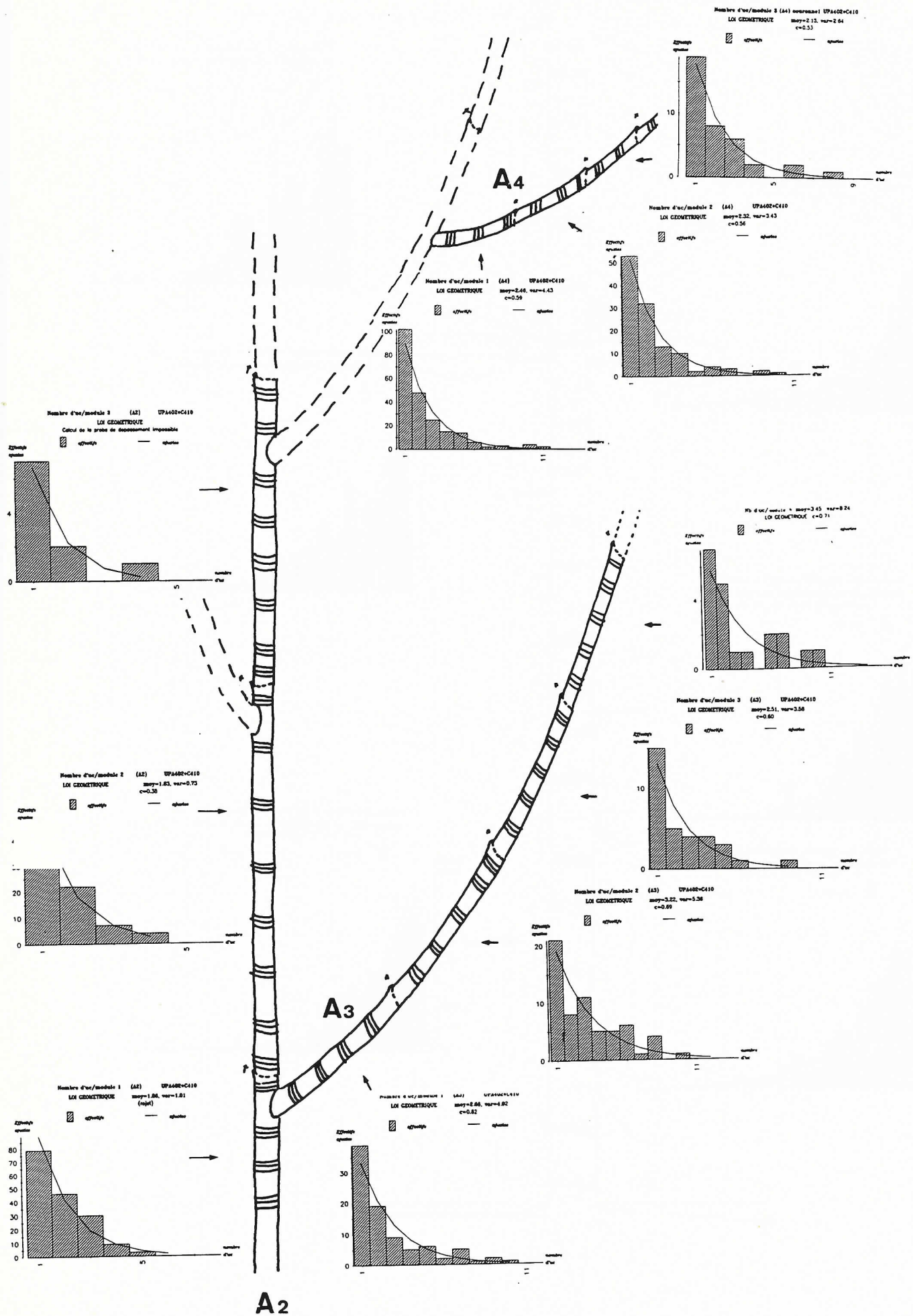
Au niveau de la comparaison entre les deux premiers niveaux de couronne, le deuxième niveau de couronne mis en place est une réplique du premier. Les estimations des paramètres obtenus sont similaires dans tous les cas.



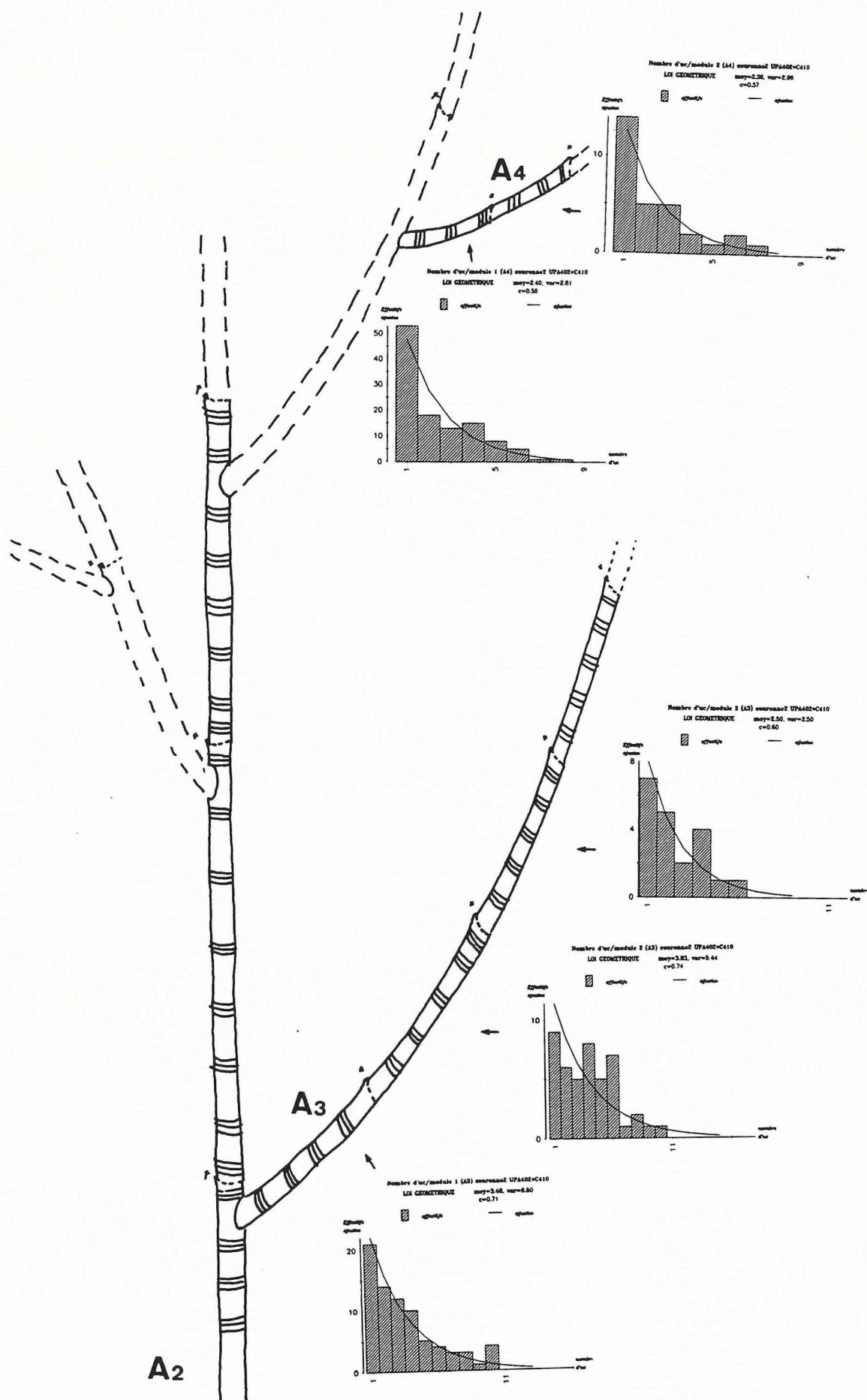
Evolution de la statistique du nombre d'unités de croissance par module orthotrope.



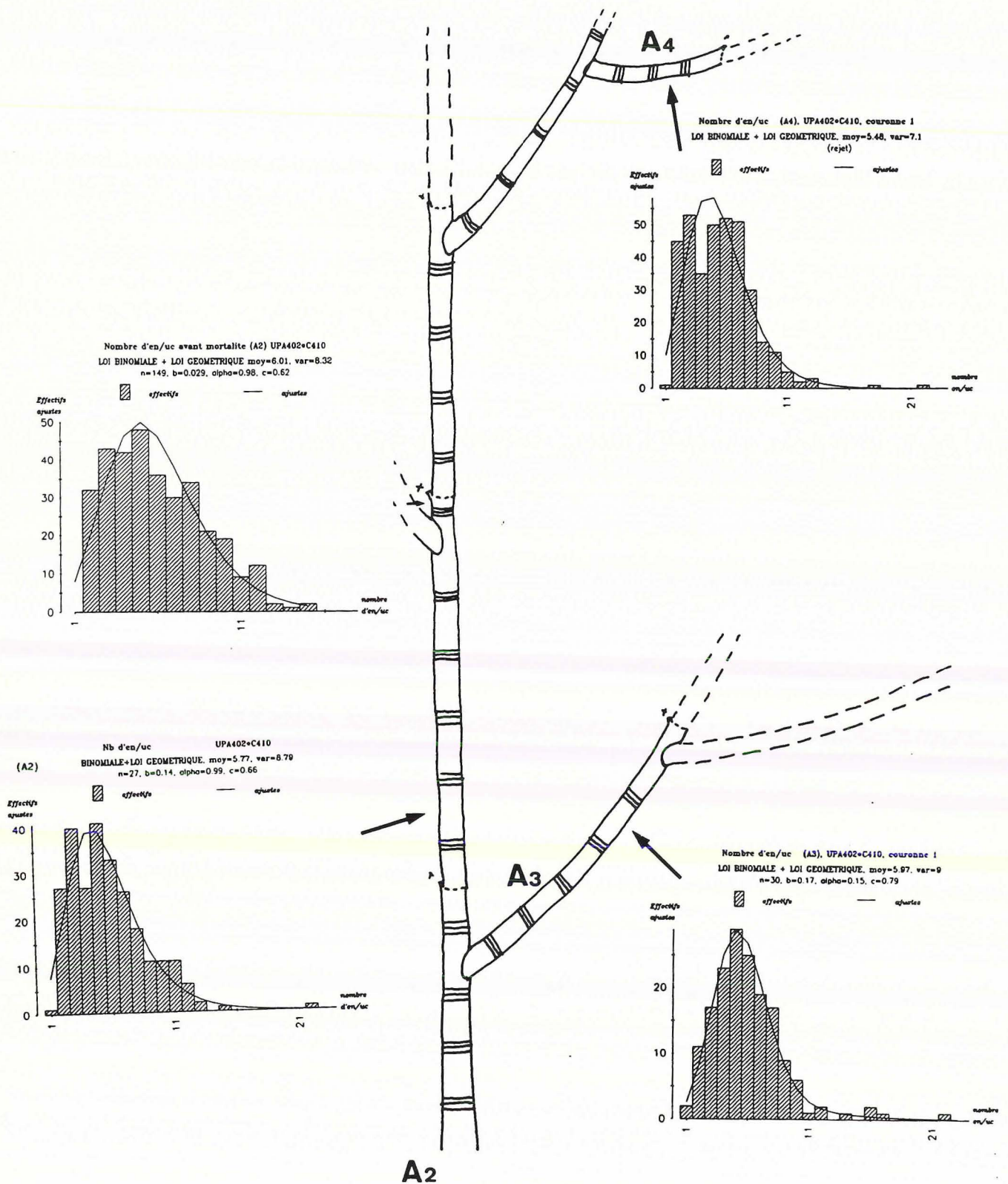
Evolution de la statistique du nombre d'entre-nœuds par unité de croissance sur les modules orthotropes.



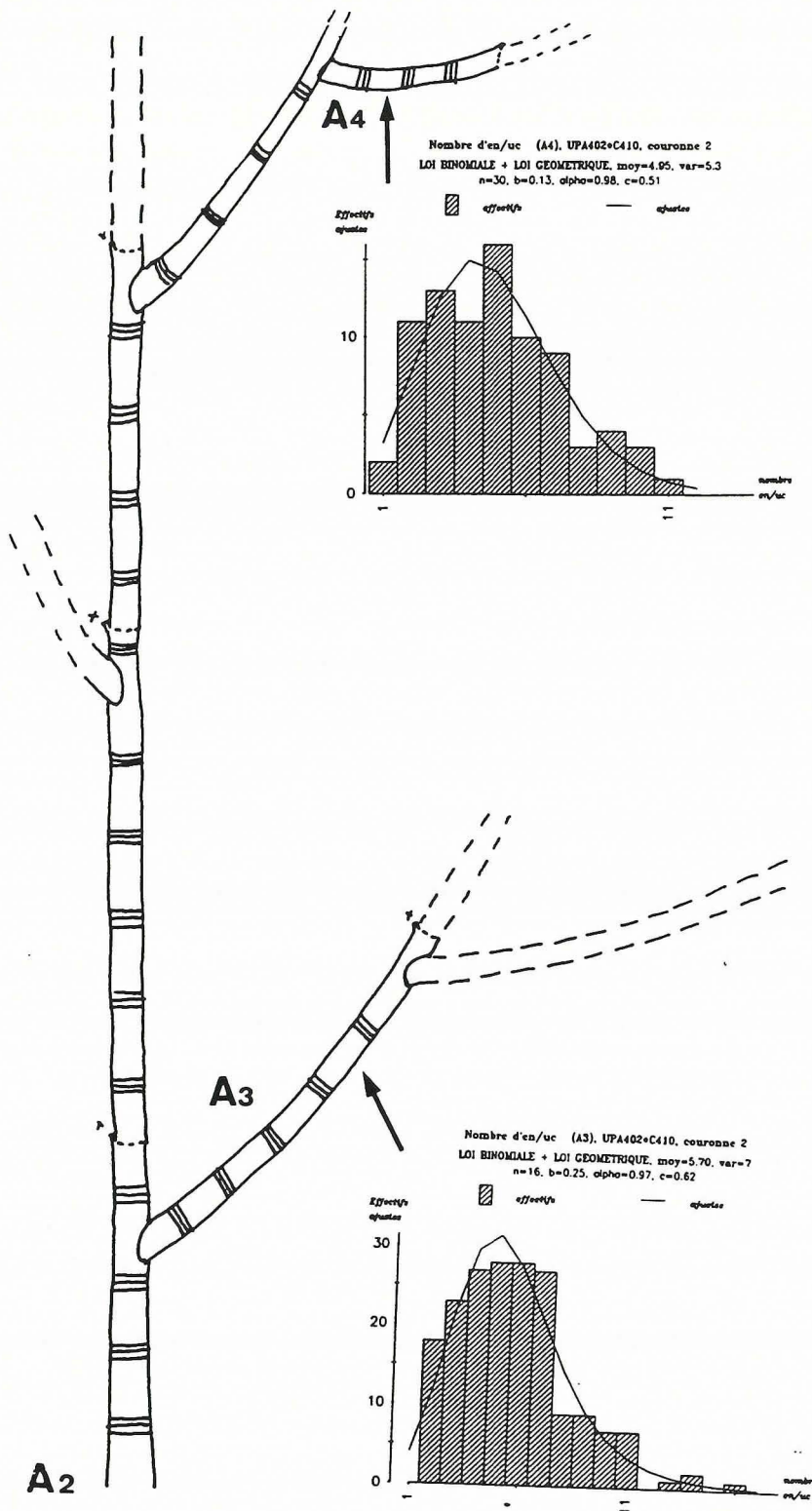
Evolution de la statistique du nombre d'uc/ module sur les rameaux
plagiotropes de la COURONNE de niveau 1



Evolution de la statistique du nombre d'uc/module sur les rameaux
plagiotropes de la COURONNE de niveau 2



Evolution du nombre d'entre-nœuds par unité de croissance des rameaux plagiotropes de la COURONNE de niveau 1



Evolution du nombre d'entre-nœuds par unité de croissance des rameaux plagiotropes de la COURONNE de niveau 2

Tableau 15 Probabilités de ramification des unités de croissance des modules orthotropes (super-module 1):

rang	taille	N°uc	Probabilités de	
			faire un ortho	faire un plagio
2	2	1	1	-
		2	0.43	-
2	3	1	1	-
		2	0.50	-
		3	0.07	-
3	1	1	0.84	0.07
3	2	1	0.86	0.03
		2	0.24	0
3	3	1	0.60	0.26
		2	0.21	0.08
		3	0.04	-
3	4	1	0.64	0.28
		2	0.28	0.21
		3	0.21	0
		4	0	0
4	1	1	0.76	0.04
4	2	1	0.54	0.28
		2	0.02	0.02
4	3	1	0.4	0.44
		2	0.18	0.25
		3	0.03	0
4	4	1	0.18	0.62
		2	0.06	0.37
		3	0.06	0
		4	0	0
5	1	1	0.88	0.91
5	2	1	0.7	0.20
		2	0.2	0.05
5	3	1	0.37	0.45
		2	0.08	0.16
		3	0.08	0
5	4	1	0.31	0.68
		2	0.05	0.31
		3	0.1	0
		4	0.05	0
5	5	1	0.16	0.91
		2	0.08	0.75
		3	0	0.08
		4	0	0
		5	0	0
6	1	1	0.46	-
6	2	1	0.46	-
		2	0	-

5.2. La ramification

5.2.1. Sur le tronc

Rappelons que sur le tronc deux types de rameaux se mettent en place: des rameaux à développement immédiat, lors de l'établissement de la couronne et ceux à développement retardé, les modules orthotropes. Dans les deux cas, sur chaque noeud se développe un seul axillaire.

On se propose dans un premier temps, en fonction du rang du module, de calculer pour chaque noeud la probabilité de se ramifier, et plus précisément la probabilité de donner un axe orthotrope ou un axe plagiotrope.

Pour cela les fréquences d'apparition d'un rameau sur un noeud donné sont déterminées.

Remarque: - Les résultats obtenus ne seront valables que pour des cacaoyers cultivés sur lesquels on procède à des tailles systématiques.

a. Probabilités de ramification des unités de croissance

On se propose d'étudier les probabilités de ramification des unités de croissance, en fonction de plusieurs variables qui sont: le rang du module, sa taille en unités de croissance, le rang de l'unité de croissance en partant de l'extrémité du module. (tableau 15)

Pour un module de rang donné et de taille donnée, la probabilité de ramification de l'uc de rang n est égale au rapport du nombre d'uc de rang n ramifiées sur le nombre total d'uc de rang n .

1. Les probabilités de ramification des unités de croissance varient en fonction de la taille du module porteur.

Dans le cas des modules de rangs 4 et 5, pour l'unité de croissance de rang 1^{*}, il existe un gradient acroton, en fonction de la taille du module porteur. En revanche, sur l'unité de croissance qui suit, on trouve un gradient inverse. On a donc un étalement de la ramification dans l'espace pour des modules de plus en plus longs, en unités de croissance.

Tableau 16 Probabilités de ramification au niveau des noeuds des modules orthotropes en partant de son extrémité:

Module	Noeud	Probabilité de faire	
		un ortho	un plagio
2	1	0.89	0.69
	2	0.40	0.58
	3	0.18	0.50
	4	0.13	0.28
	5	0.08	0.14
3	1	0.77	0.82
	2	0.33	0.78
	3	0.23	0.86
	4	0.04	0.86
	5	0.08	0.60
	6	0.10	-
	7	0.04	-
	8	0	-
4	1	0.63	0.91
	2	0.25	0.80
	3	0.10	0.60
	4	0.03	0.37
	5	0.04	0.10
	6	0.08	0.06
5	1	0.64	0.87
	2	0.31	0.95
	3	0.10	0.80
	4	0.08	0.53
	5	0.10	0.23
6	1	0.36	-
	2	0.14	-
	3	0.12	-

Tableau 17 En partant de sa base:

Module	Noeud	Probabilité de faire	
		un ortho	un plagio
2	1	0.40	0.38
	2	0.30	0.41
	3	0.22	0.50
	4	0.47	0.14
	5	0.33	0.28
3	1	0.30	0.79
	2	0.26	0.65
	3	0.23	0.73
	4	0.26	0.42
	5	0.33	-
	6	0.19	-
	7	0.28	-
	8	0.19	-
4	1	0.25	0.56
	2	0.24	0.56
	3	0.19	0.51
	4	0.19	0.25
	5	0.18	0.30
	6	0.29	0.12
5	1	0.25	0.62
	2	0.18	0.69
	3	0.14	0.73
	4	0.26	0.53
	5	0.16	0.53
6	1	0.12	-
	2	0	-
	3	0.12	-

2. Pour un rang de module donné et une unité de croissance donnée, la probabilité d'avoir un orthotrope diminue proportionnellement lorsque la taille du module augmente. En revanche celle d'avoir un plagiotrope augmente. On a donc une relation entre les potentialités morphogénétiques d'une unité de croissance à ramifier et la taille (en nombre d'uc) du module qui la porte.

3. L'apparition de la plagiotropie est liée au rang du module considéré. La probabilité de faire un plagiotrope dans le cas d'un module de rang 2 reste faible. Elle augmente avec le rang et la taille de celui-ci.

Remarques: -L'uc de rang 1 est l'unité de croissance située à l'extrémité distale du module.

-Ces calculs de probabilités de ramification des unités de croissance sont des indicateurs permettant de déterminer la fréquence pour une unité de croissance d'être ramifiée ou pas. Il n'est pas tenu compte des nombres de rameaux par unité de croissance.

-La somme des probabilités de faire un orthotrope plus celle de faire un plagiotrope n'est pas égale à 1. Ceci s'explique par le fait qu'une uc peut ne pas être ramifiée.

b. Probabilités de ramification au niveau des noeuds (tableau 16)

L'unité de croissance de rang 1 étant la plus ramifiée, on se propose d'étudier la répartition de la ramification de cette unité de croissance.

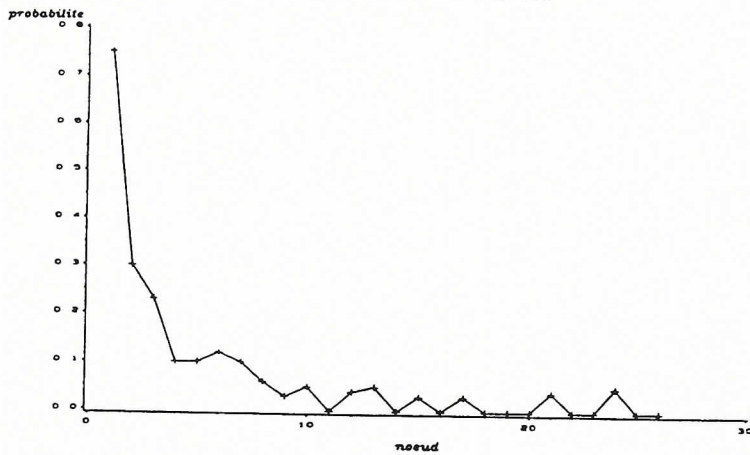
On mélange des unités de croissance n'ayant pas le même nombre d'entre-noeuds. Les résultats obtenus sont valables sur les 6 premiers entre-noeuds, nombre moyen par unité de croissance.

1. En partant de l'extrémité de l'unité de croissance de rang 1, on observe un gradient acroton par noeud de la ramification, qui se traduit par une diminution des probabilités de ramification lorsque on se déplace de son extrémité vers sa base.

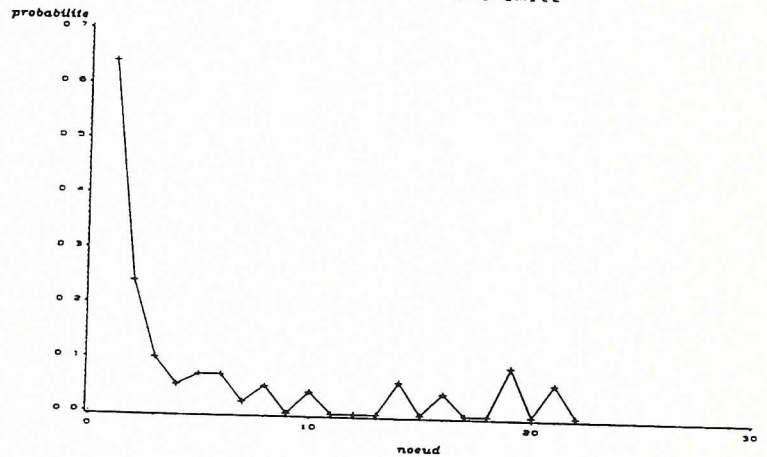
2. De même on retrouve ce type de gradient pour un noeud donné pour des rangs de module croissant.

Probabilités de ramification au niveau des noeuds des modules orthotropes

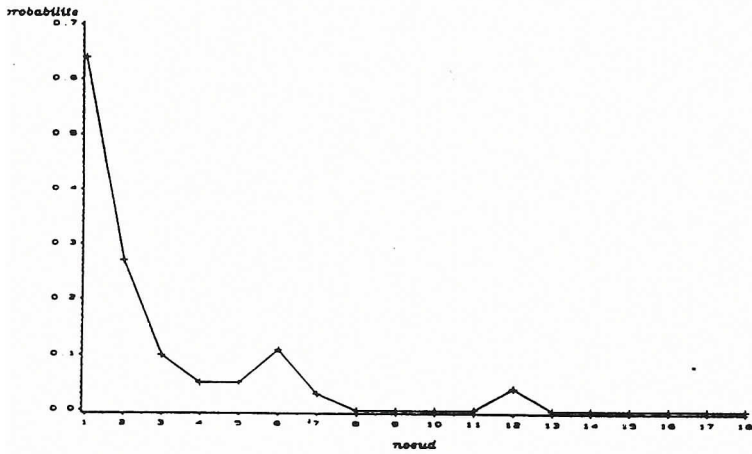
Etude de la ramification des modules orthotropes
Ramification des noeuds du module 3
en partant de son extrémité



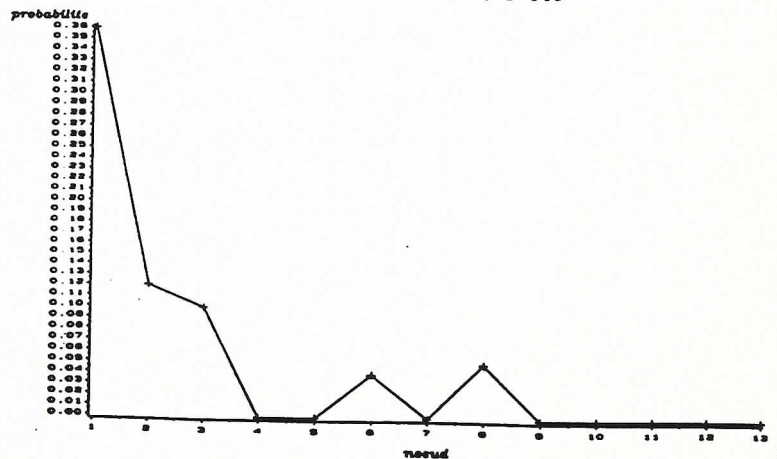
Etude de la ramification des modules orthotropes
Ramification des noeuds du module 4
en partant de son extrémité



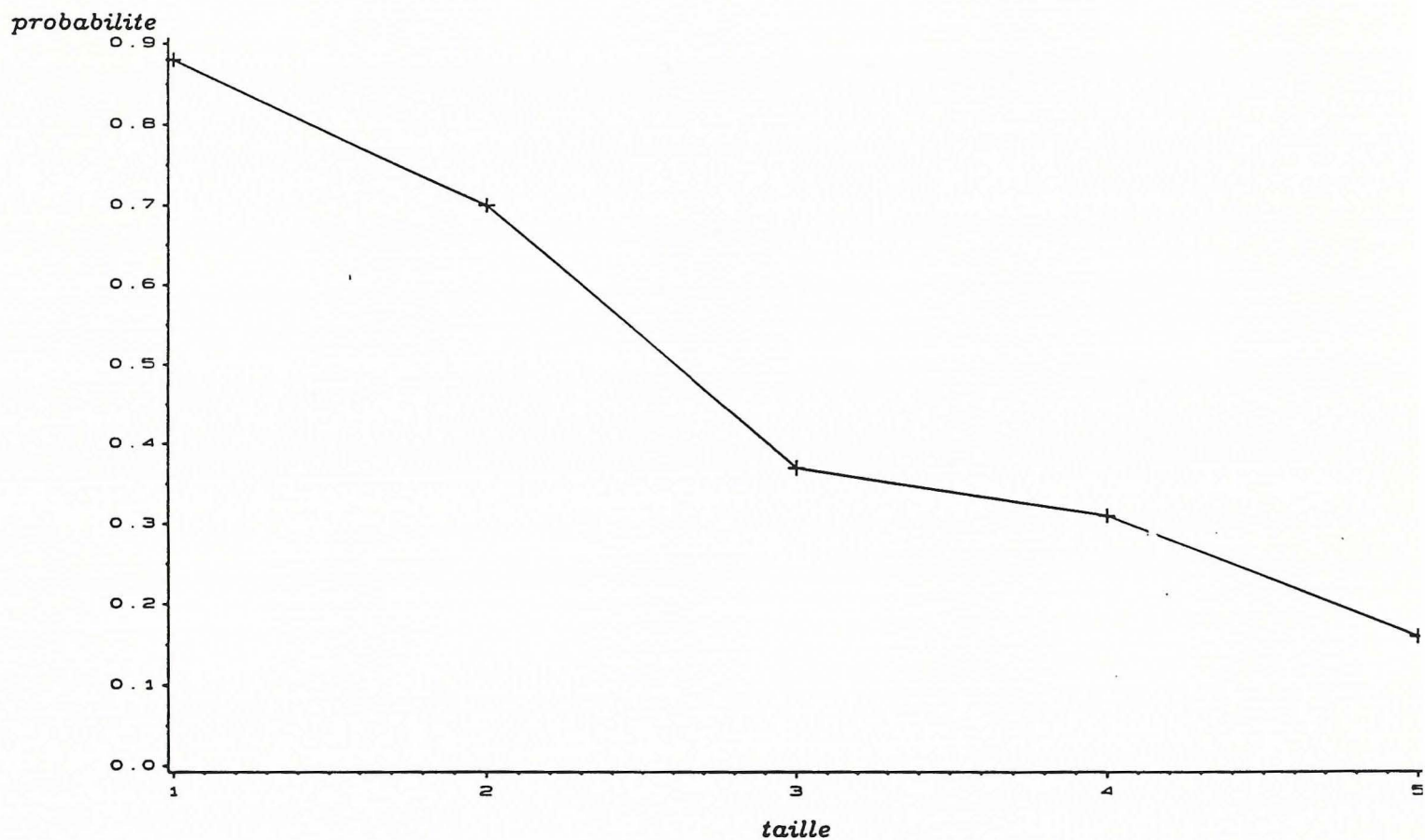
Etude de la ramification des modules orthotropes
Ramification des noeuds du module 5
en partant de son extrémité



Etude de la ramification des modules orthotropes
Ramification des noeuds du module 6
en partant de son extrémité



Etude de la ramification sur les modules orthotropes
 Probabilite du noeud 1 de faire un orthotrope
 sur l'uc1 du module 5 en fonction de sa taille



Probabilités de ramification au niveau du noeud 1 de l'uc1 du module de rang 5.
 fonction de leur taille

3. Le noeud de rang 1 a la plus forte probabilité de porter un rameau. Un module orthotrope mis en place a de fortes chances d'être porté par le noeud subterminal situé directement sous un point de mortalité ou la parenchymatisation du méristème dans la cas de l'installation d'une couronne.

4. Quant à la nature du rameau mis en place sur un noeud donné, elle dépend du rang de l'unité de croissance considéré et de la taille du module porteur.

Pour un bourgeon axillaire principal, trois alternatives sont possibles:

1. rester dormant.
2. mourir.
3. se développer.

Dans le troisième cas, il s'engage, en fonction des caractéristiques du porteur (rang, taille) dans la voie de l'orthotropie ou dans celle de la plagiotropie.

5. Des calculs de probabilité ont été réalisés en partant de la base de l'uc. Les résultats obtenus dans ce cas sont différents de ceux obtenus en partant de l'extrémité du module, puisque les probabilités de ramification des noeuds sont relativement constantes. En partant de la base de l'uc, on mélange involontairement des noeuds en position médiane avec des noeuds en position distale. On montre ainsi que le sens d'étude de la ramification de l'extrémité vers la base de l'uc est bon et permet de localiser au mieux la ramification en montrant l'existence d'un gradient acroton.

c. Mise en place du 2^{ème} super-module

Aucune analyse n'a pu être faite concernant le fonctionnement de ce super-module.

Sa position sur le module orthotrope porteur dépend de la position de la couronne sous laquelle il apparaît. Il se développe sur le noeud immédiatement en dessous de celle-ci.

Tableau 18 Probabilités de ramification des uc des branches (A2):

ordre	portion	taille	N°uc	probabilité
1	1	1	1	1
		2	1 2	0.88 0.36
		3	1 2 3	0.95 0.62 0.17
		4	1 2 3 4	0.94 0.61 0.44 0.16
1	2	1	1	0.6
		2	1 2	0.72 0.32
		3	1 2 3	0.68 0.50 0.25

Tableau 19 Probabilités de ramification des uc sur les rameaux (A3):

Module	N°uc	Couronne 1	Couronne 2
1	1 2 3 4	0.86 0.21 0.03 0.025	0.97 0.27 0.16 0.10
2	1 2 3 4	0.87 0.40 0.33 0.15	0.88 0.61 0.44 -
3	1 2 3	0.80 0.47 0.24	- - -

Tableau 20 Probabilité de ramification des uc sur les rameaux (A4):

Module	N°uc	Couronne 1	Couronne 2
1	1 2 3 4 5	0.94 0.23 0.10 0.09 0.05	0.22 0.17 0.14 0.05
2	1 2 3 4	0.62 0.18 0.04 0.07	- - - -
3	1 2	0.73 0.20	- -

5.2.2. Sur les plagiotropes

La ramification sur les rameaux plagiotropes est rythmique. Chaque noeud lorsqu'il est ramifié, porte un seul axillaire.

a. Probabilités de ramification des unités de croissance

Sur les rameaux (A2), l'étude de la ramification est faite sur la ramification en place d'arbres de 1 ans, sur des couronnes de niveau 1.

L'étude des probabilités de ramification a été reliée à la taille du module plagiotrope (en nombre d'unités de croissance). (tableau 18)

Cela permet de montrer que pour un module de rang donné, la probabilité de ramification de l'uc 1 reste constante quelle que soit la taille du module porteur. En revanche, elle varie de façon sensible en fonction du rang des modules porteurs.

Sur les unités de croissance qui suivent, les probabilités de ramification varient en fonction de la taille des porteurs. Elles sont multipliées par deux lorsque l'on passe d'un module à 2 uc à un module à 3 uc.

Cette variation des probabilités de ramification en fonction de la taille du porteur n'affecte en rien les valeurs de la probabilité de ramification de l'uc de rang 1, qui reste constante.

Comme sur les modules orthotropes, la ramification est branchée principalement sur l'uc 1, ceci en partant de l'extrémité du module porteur.

Sur les rameaux (A3), (A4), L'étude porte sur la ramification en place des arbres de 4 ans, sur des couronnes de niveau 1 et 2. (tableau 19, 20)

On retrouve un gradient acroton de la ramification.

Le rapprochement avec la taille du module porteur n'a pu être étudié compte tenu d'effectifs insuffisants.

Tableau 21 Probabilités de ramification au niveau des noeuds des branches (A2)

couronne 1:

portion	taille	N°uc	N°de noeud à partir de l'extrémité de uc						
			1	2	3	4	5	6	7
1	1	1	0.85	0.35	0.16	0.10	0.04	0.05	0
1	2	1	0.76	0.44	0.27	0.31	0.31	0.26	0.07
		2	0.21	0.14	0.14	0.03	0.06	0.05	0
1	3	1	0.97	0.51	0.28	0.28	0.12		
		2	0.37	0.27	0.28	0.18	0.08	0.35	0.25
		3	0.12	0.05	0.02	0.07	0	0.05	0
1	4	1	1	0.28	0.6				
		2	0.27	0.27	0.43	0.42	0.25	0.36	
		3	0.33	0.22	0.23	0.12	0.07		
		4	0.11	0.05	0	0	0.08		
2	1	1	0.50	0.26	0.1	0.1	0.03	0.05	0.08
2	2	1	0.56	0.26	0.33	0.25	0.27		
		2	0.16	0.12	0.04	0	0.10	0.07	0
2	3	1	0.62	0.16	0.22				
		2	0.25	0.31	0.21	0.2			
		3	0.18	0.06	0	0.1			

portion	taille	N°uc	N°de noeud à partir de la base de l'uc						
			1	2	3	4	5	6	7
1	1	1	0.02	0.17	0.1	0.14	0.29	0.17	0.66
1	2	1	0.50	0.39	0.41	0.36	0.47	0.53	0.36
		2	0.01	0.03	0.07	0.05	0.12	0.14	0.2
1	3	1	0.47	0.65	0.42	0.64	0.25		
		2	0.12	0.27	0.25	0.26	0.25	0.28	0.41
		3	0	0	0	0.14	0	0	
1	4	1	0.5	0.57	0.6	0.3			
		2	0.22	0.16	0.25	0.42	0.5	0.45	
		3	0.11	0.05	0.17	0.18	0.15		
		4	0	0.1	0	0	0		
2	1	1	0.03	0.03	0.13	0.17	0.27	0.21	0.25
2	2	1	0.25	0.15	0.13	0.25	0.45	0.33	
		2	0	0	0.04	0.04	0.05	0.14	0.07
2	3	1	0.31	0.25	0.11	0.22	0.28		
		2	0.12	0.12	0.21	0.3	0.05		
		3	0	0	0.06	0.1	0.25		

b. Probabilité de ramification au niveau des noeuds des rameaux plagiotropes (tableau 21)

Ce qui a été dit pour le tronc est valable pour les rameaux plagiotropes.

- Pour une unité de croissance donnée, on observe un gradient acrotonne des probabilités de ramification par noeud.

- Pour un noeud donné en fonction du rang de l'unité de croissance, on observe le même type de gradient.

- D'autre part la valeur de la probabilité sur un noeud donné dépend du rang et de la taille du module sur lequel il se trouve.

c. Résumé de la localisation de la ramification

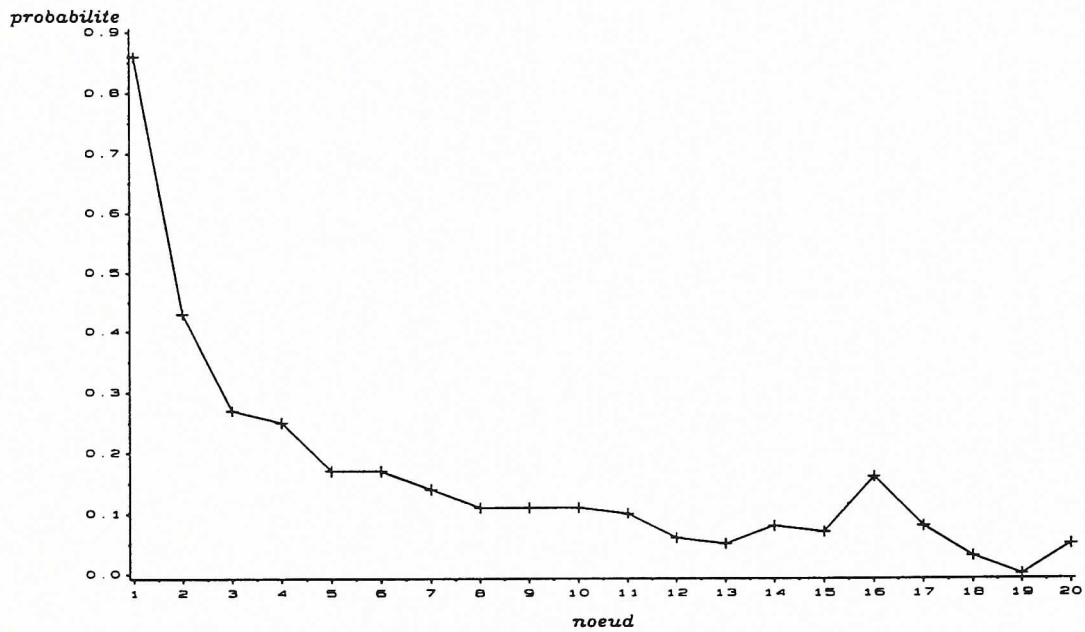
On peut résumer le tout en disant qu'il existe trois gradients acrotones:

- 1.- Au niveau du module lui-même.
- 2.- Au sein d'une unité de croissance quel que soit son rang.
- 3.- Pour un numéro de noeud donné quel que soit le rang des unités de croissance.

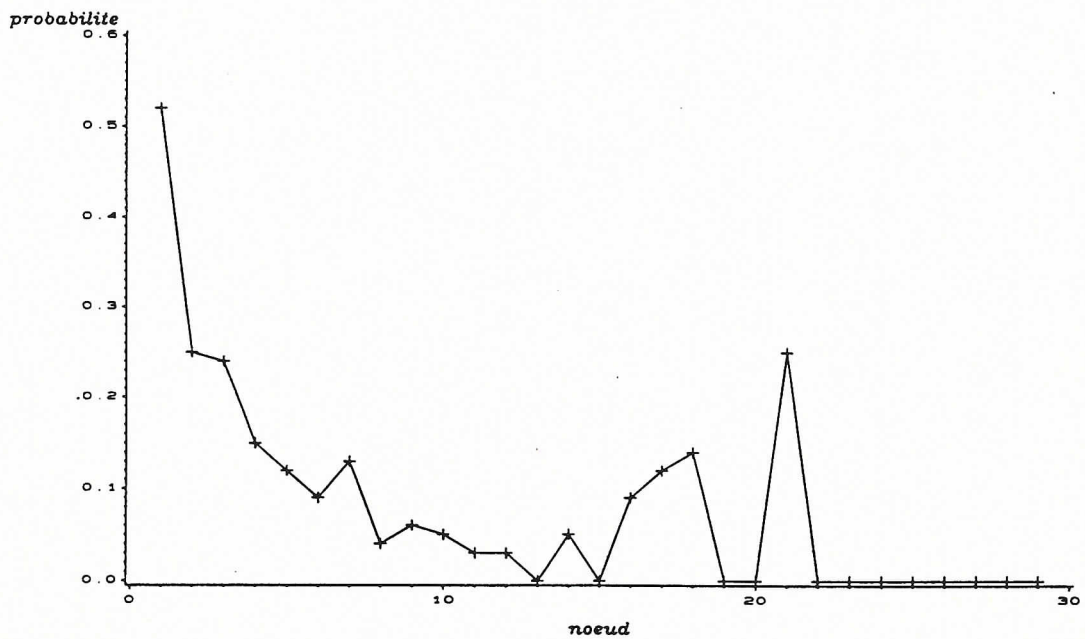
La ramification est principalement située à l'extrémité des modules orthotropes, au sommet de l'unité de croissance distale (de rang 1), pouvant s'étaler en fonction de la taille du module en unités de croissance, aux unités de croissance de rang 2 et 3.

Probabilités de ramification au niveau des noeuds des modules plagiotropes
des branches

Etude de la ramification sur les modules plagiotropes, couronne 1
Probabilité de ramification des modules
module 1 (A2)

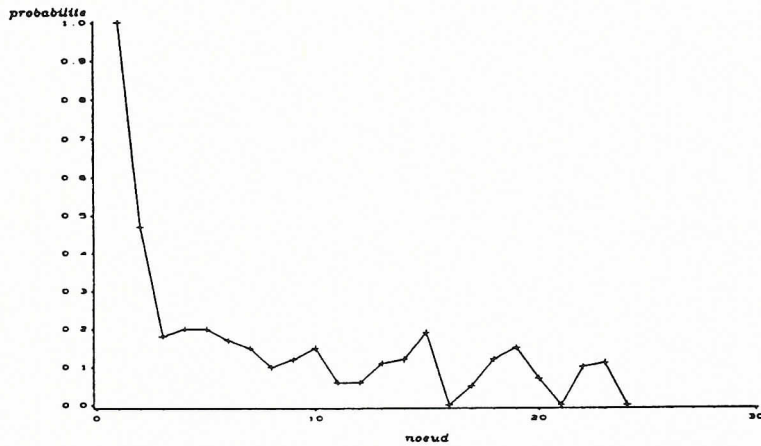


Etude de la ramification sur les modules plagiotropes, couronne 1
Probabilité de ramification des modules
module 2 (A2)

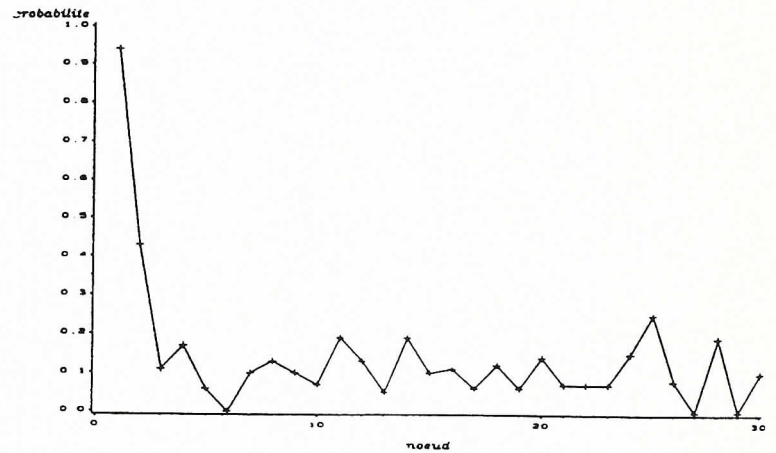


Probabilités de ramification au niveau des noeuds des modules plagiotropes des rameaux (A3)

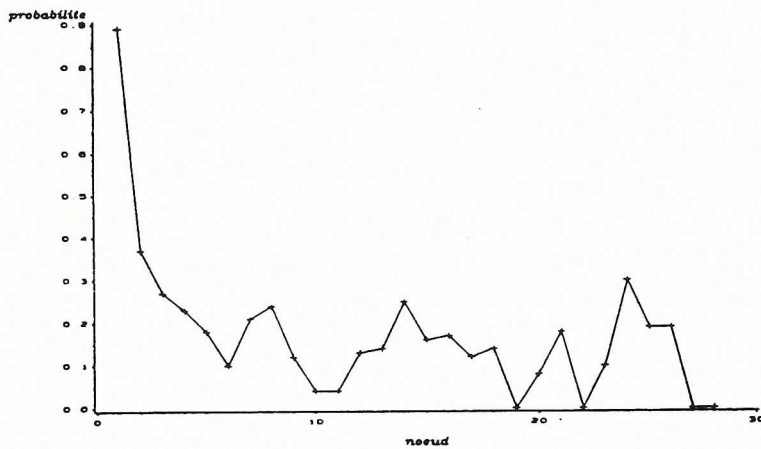
Etude de la ramification sur les modules plagiotropes, couronne 1
Probabilité de ramification des modules
module 1 (A3)



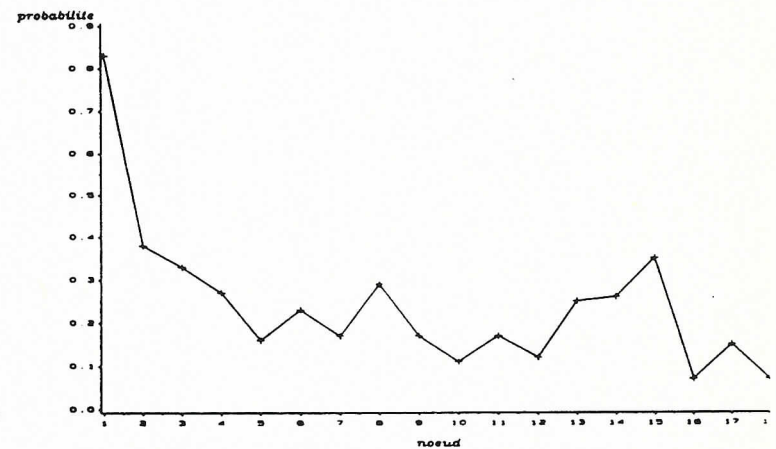
Etude de la ramification sur les modules plagiotropes, couronne 2
Probabilité de ramification des modules
module 1 (A3)



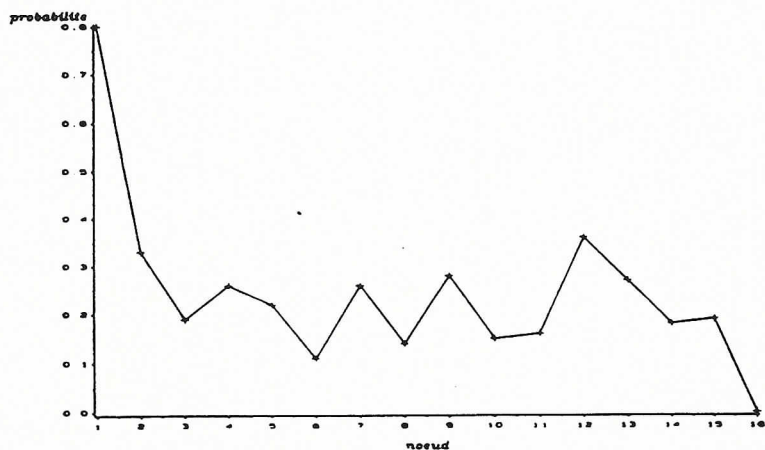
Etude de la ramification sur les modules plagiotropes, couronne 1
Probabilité de ramification des modules
module 2 (A3)



Etude de la ramification sur les modules plagiotropes, couronne 2
Probabilité de ramification des modules
module 2 (A3)

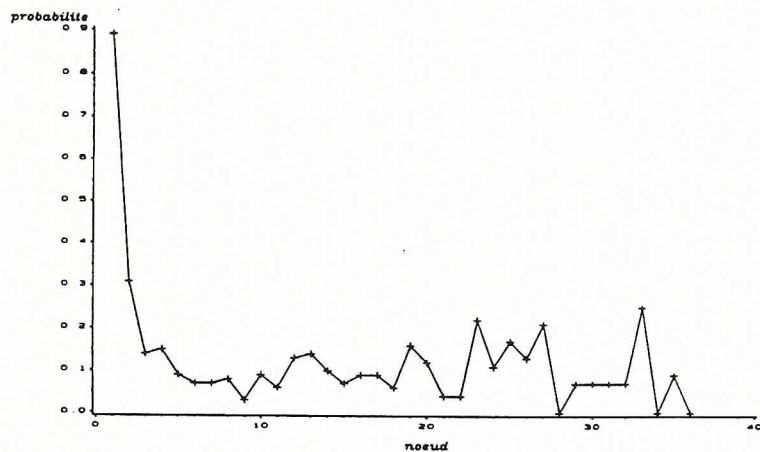


Etude de la ramification sur les modules plagiotropes, couronne 1
Probabilité de ramification des modules
module 3 (A3)

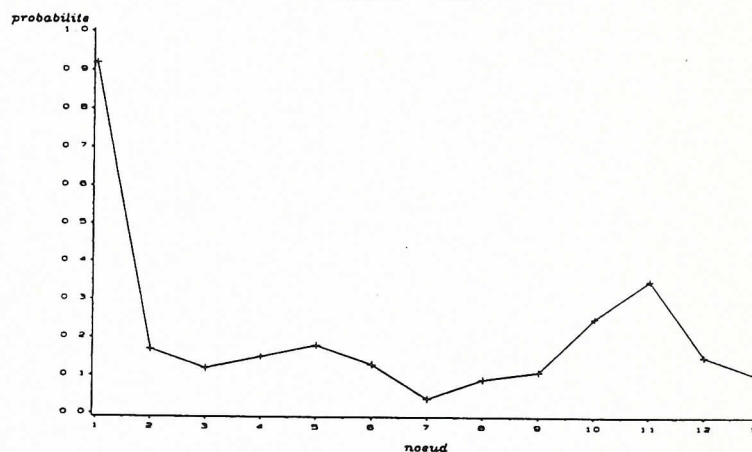


Probabilités de ramification au niveau des noeuds des modules plagiotropes des rameaux (A4)

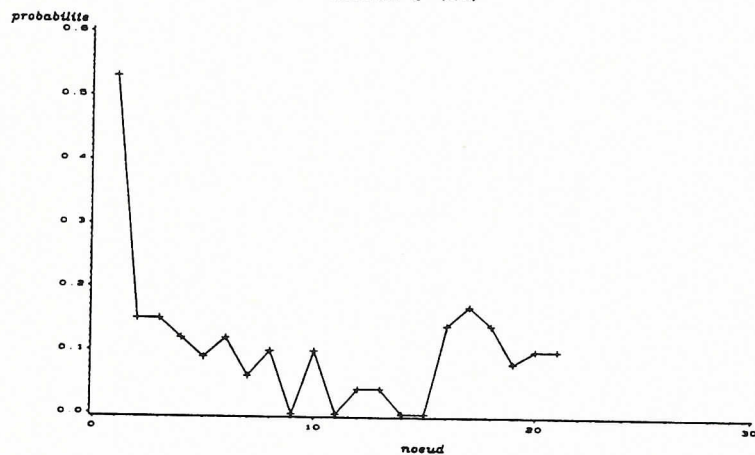
Etude de la ramification sur les modules plagiotropes, couronne 1
Probabilité de ramification des modules
module 1 (A4)



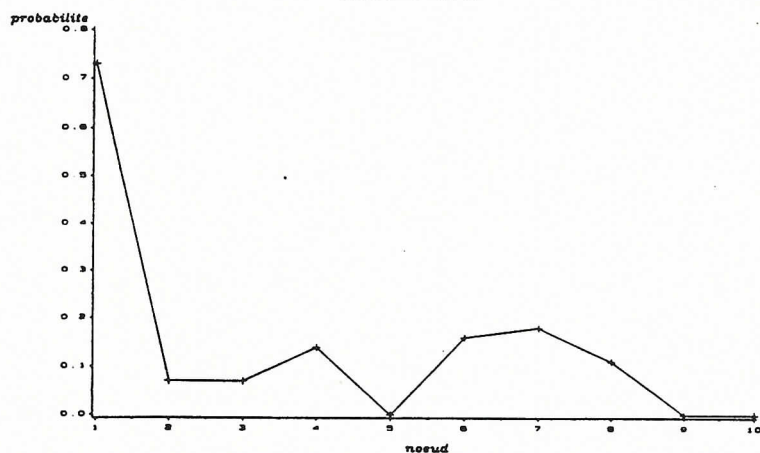
Etude de la ramification sur les modules plagiotropes, couronne 2
Probabilité de ramification des modules
module 1 (A4)



Etude de la ramification sur les modules plagiotropes, couronne 1
Probabilité de ramification des modules
module 2 (A4)



Etude de la ramification sur les modules plagiotropes, couronne 1
Probabilité de ramification des modules
module 3 (A4)



CONCLUSIONS

CRITIQUES DES RESULTATS

PERSPECTIVES

VI/ CONCLUSIONS, CRITIQUES, PERSPECTIVES

6.1. Conclusions

Le degré complexe d'organisation du cacaoyer évoqué en introduction n'est qu'apparent.

Le fonctionnement des différentes catégories d'axes est uniforme. On a un continuum fonctionnel entre le tronc orthotrope et les rameaux plagiotropes, les valeurs estimées des paramètres de croissance évoluant graduellement.

Le suivi de croissance complémentaire des relevés en champ, permet la modélisation du processus de croissance pur. Les accroissements cumulés à une date donnée s'ajustent par des lois binomiales.

Nous supposons donc que le processus de croissance est binomial. Les entre-noeuds apparaissent à des instants t_1, t_2, \dots . Chaque mise en place est le résultat d'un tirage aléatoire avec une probabilité constante b .

Ce suivi nous renseigne également quant aux composantes du rythme: Chaque vague de croissance a une amplitude faible et une période courte. La cadence d'émission des entre-noeuds est régulière.

Sur la période d'observation (4 mois), la croissance est amortie. Maintenant il est difficile de dire si cet amortissement se confirmera ou non par la suite. Il n'est peut-être que le reflet de l'installation d'un rythme définitif.

A partir des relevés statiques, sur un échantillon de rameaux dont la croissance est finie, c'est le processus d'arrêt qui détermine la forme de la courbe. Ce processus a un caractère aléatoire.

L'installation de la couronne se fait de façon ordonnée dans le temps. Elle n'apparaît pour chaque individu qu'après un temps fixe correspondant au temps nécessaire à l'acquisition d'une maturité physiologique. Peuvent s'exprimer alors de nouvelles potentialités morphogéniques, se traduisant par l'apparition de la plagiotropie.

Au sein d'un individu, l'établissement de la couronne se fait simultanément sur des modules "jumeaux".

La connaissance des lois de fonctionnement du super-module, du module ou encore à une échelle plus grande des unités de croissance permettra de faire une simulation des cacaoyers étudiés pour une tranche d'âge allant de 1 à 4 ans. Elle permettra de décrire la structure d'un cacaoyer cultivé et d'une plantation de cacaoyers dans l'environnement étudiée (Densité $2.5m \times 3m$, taille). L'évolution de la ramification, la durée de vie des rameaux sont prises en compte. Les variations de volume qu'un cacaoyer cultivé occupe au cours de sa vie, à des âges différents sont rendues. Ainsi on peut prévoir le devenir d'une cacaoyère sur plusieurs années.

6.2. Critiques des résultats

Aucun résultat n'a pu être obtenu pour les modules orthotropes de rang 1, les cicatrices n'étant pas visibles.

Nous travaillons sur des plants fréquemment taillés. La taille se traduit par la suppression dans certains cas du deuxième super-module et par l'élagage de quelques branches de la couronne pour permettre un accès plus facile dans la cacaoyère.

Le manque d'effectifs pour le super-module 2 ne permet pas d'étudier et de quantifier son fonctionnement et le comparer au super-module 1.

6.3. Perspectives

Cette étude pourra s'étendre à l'examen des variations de fonctionnements selon différentes techniques culturales, notamment en insistant sur les réponses de l'arbre à la taille, aux différentes densités de plantation, tout en faisant le parallèle avec des variations de rendement.

Dans ce travail, la croissance de jeunes semis a été suivie en pépinière. Récemment transférés en champ, une seconde campagne de mesures commence. Elles visent à connaître de façon précise l'établissement du premier niveau de couronne sur un plan dynamique. Ce suivi s'étendra aux jeunes rameaux plagiotropes mis en place.

De nombreux travaux ont été effectués par des chercheurs de l'IRCC sur la floraison. Des mesures identiques à celles faites dans ce rapport orientées sur la localisation de la floraison et sa fréquence, permettrait de mieux adapter les interventions de l'homme au niveau de la taille.

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

BARTHELEMY D., EDELIN C., HALLE F., 1989. Architectural concepts for tropical trees. Tropical forests, botanical dynamics, speciation and diversity. 89-100.

BOYER J., 1974. Etude écophysiological du développement de cacaoyers cultivés au Cameroun. Café Cacao Thé 18 (1), 3-29.

BRAUDEAU J., 1979. L'Agronomie générale du cacaoyer. 7^{ème} Conférence internationale sur la Recherche Cacaoyère.

BRAUDEAU J., 1969. Le Cacaoyer. Techniques agricoles et productions tropicales, Ed. Maisonneuve et Larose (Paris), 17, 304 p.

BROOKS, GUARDS, 1952. Vegetative anatomy of Theobroma cacao. Bot. Gaz., 113, 444-454.

BUIS R., BARTHOUS H., 1983. Relations dimensionnelles dans une série organique en croissance chez une plante supérieure. IX^{ème} congrès international de biologie mathématique. Paris 8-10 sept. 19 p.

BURLE L., 1962. Le cacaoyer (tome premier). Maisonneuve Larose Paris, 316 p.

BURLE L., 1962. Le cacaoyer (tome deuxième). Maisonneuve Larose Paris, 352 p.

CARAGLIO Y., ELGUERO E., MIALET I., REY H., 1990. Le peuplier, Modélisation et Simulation de son architecture. Populus nigra L. et Cultivars, Exemples des clones I 45/51 et I 214. Laboratoire de Modélisation du GERDAT. Convention IDF/CIRAD. 164 p.

CHAMPAGNAT P., BARNOLA P., LAVARENNE S., 1986. Quelques modalités de croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux. Naturalia monspeliensia Colloque international sur l'arbre, 1986. 279-302.

CHARRIER A., 1969. Contribution à l'étude de la morphogénèse et de la multiplication végétative du Cacaoyer (Theobroma cacao L.). Café Cacao Thé 13 (2), 97-115.

CHAVANEAU C., 1989. Modélisation de la croissance et de l'architecture de l'abricotier. D.A.A., E.N.S.A.M., 75 p.

COHEN D., 1967. Computer simulation of biological pattern generation process. Nature, 216, 21, 246.

COSTES E., 1988. Analyse architecturale et Modélisation du Litchi (*Litchi chinensis* Sonn.), contribution à l'étude de son irrégularité de production à l'île de la Réunion. Th. Doc., Un. des Sciences et Techniques du Languedoc. 210 p.

CUATRECASAS J., 1964. Cacao and its allies a taxonomic revision of the genus *Theobroma*. Contribution of the U.S. National Herbarium 35, (6), 379-614.

FISHER J.B., HONDA H., 1977. Computer simulation of branching pattern and geometry in *Terminalia*, a tropical tree. Bot. Gaz., 138, 377-384.

FOURNIER D., 1989. Modélisation de la croissance et de l'architecture du Merisier (*Prunus avium* L.), application à une sylviculture à large espacement. D.A.A., E.N.S.A.M., 91 p.

GREATHOUSE D. C., LAETSCH W. M., PHINNEY B. O., 1971. The shoot-growth rythm of the tropical tree, *Theobroma cacao*. Amer. J. Bot. 58 (4), 281-286.

GREENWOOD M., POSNETTE A.F., 1950. The growth flushes of Cacao. J. Hort. Sci., 25, 164-174.

GRIMALDI J., DIVARET P., 1960. Contribution à l'étude du bouturage du Cacaoyer. Café, Cacao, Thé 4, (1), 3-15.

GUERS J., 1971a. Influence de l'éclairement sur la morphologie et la physiologie des feuilles de Cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). Café Cacao Thé 15 (3), 191-201.

GUERS J., 1971b. Mesure de l'activité photosynthétique du cacaoyer en fonction de l'éclairement par l'augmentation de poids sec de rondelles de feuilles cultivées en lumière artificielle. Extrait des Annales de la Faculté des Sciences du Cameroun, 7-8, 76-96.

HARDWICK K., MACHADO R.C.R., SMITH J., VELTKAMP C.J., 1987. Apical bud activity in cocoa. 9th International Cocoa Research Conference. 153-158.

HALLE F., OLDEMAN R.A.A., 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Collection de monographies de botanique et de biologie végétale publiée sous la direction du P^r P. Champagnat. 178 p.

HALLE F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B., 1978. Tropical Trees and forests. An architectural analysis. Springer Verlag. New York, Heildeberg, Berlin, 441 p.

LEBART L., MORINEAU A., FENELON J-P., 1982. Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes. Dunod. 510 p.

LEMEE G., 1956. Recherches éco-Physiologiques sur le cacaoyer. Rev. gén. Bot., 63. 41-91.

LENT R., 1966. The origin of the cauliflorous inflorescence of Theobroma cacao. Turrialba. 16. 352-358.

MACHADO R.C.R., HARDWICK K., 1987. Dynamics and histology of individual leaf and whole flush development yields clues on the control of the cocoa flush cycle. 10th International Cocoa Research Conference. 143-149.

MURRAY P.B., SALE PTM., 1967. Physiological research on cacao in Trinidad. 2th International Cocoa Research Conference (Bahia). 311-315.

PARVAIS J.-P., REFFYE Ph. de, LUCAS P. 1977. Observations sur la pollinisation libre de Theobroma cacao: Analyse mathématique des données et Modélisation. Café, Cacao, Thé, 21, (4), oct.-déc. 1977. 253-260.

RAPPORT D'ACTIVITE ANNUEL, IRCC COTE D'IVOIRE, 1986. Amélioration de la production du cacaoyer. 46-61.

RAPPORT D'ACTIVITE ANNUEL, IRCC COTE D'IVOIRE, 1988. Le cacaoyer. 91-95.

RAPPORT D'ACTIVITE ANNUEL, IRCC COTE D'IVOIRE, 1988. Amélioration de la production du cacaoyer. 40-55.

REFFYE Ph. de, ELGUERO E., COSTES E., Méthodes d'analyse quantitative du fonctionnement des unités de croissance des arbres. Communication au 9^{ème} séminaire de l'école de Biologie Théorique de Solignac, 21-23 Septembre 1989, 19 p.

REFFYE Ph. de, 1979. Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur. Application au *Coffea robusta*. Th. Doc. Etat, Univ. Paris sud, Orsay. 196 p.

SNEDECOR G. W., COCHRAN W. G., 1957. Méthodes statistiques. 635 p.

URQUART D.H., 1961. Cocoa. Trop. Agr. Ser, 2ème ed. Longmans, London, 293 p.

VAN HIMME M., PETIT J., 1957. Premiers résultats d'une expérience d'ombrage artificiel sur cacaoyer à Yangambi. Cocoa Conference, Londres. 352-358.

VERLIERE G., 1970. Influence de l' humidité du sol sur le développement du cacaoyer. Café Cacao Thé 14 (4). 265-273.

VOGEL M., 1975a. Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer. Café Cacao Thé 19 (4). 265-285.

VOGEL M., 1975b. Croissance rythmique du cacaoyer. Th. Doct. Etat, Univ. Paris Sud, Orsay. 72 p.

VOGEL M., 1978. Existence d'un gradient morphogène au niveau des bourgeons végétatifs supérieurs des axes orthotropes chez le cacaoyer (*Theobroma cacao* L. Sterculiaceae), apparition de la plagiotropie. Café Cacao Thé 22 (1). 13-30.

WHEAT D., 1979. Branch formation in cocoa (*Theobroma cacao* L., Sterculiaceae). Turrialba 29 (4), octobre-décembre 1979. 275-284.

RESUME

Devant l'intérêt économique du cacaoyer et l'étendue de sa culture, il paraît tout à fait intéressant de connaître le fonctionnement d'un point de vue quantitatif de ce petit arbre.

Theobroma cacao L., originaire du sous-bois des forêts denses de l'Amazonie a une allure bien particulière: la croissance de son tronc est limitée en longueur, ses rameaux végétatifs sont dimorphes, sa floraison est une cauliflorie.

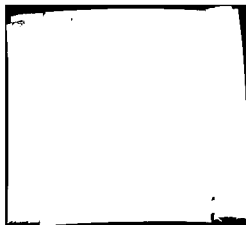
Ce travail entre dans le cadre de la modélisation de l'architecture et de la croissance du cacaoyer. L'outil utilisé est la modélisation stochastique, basée sur le fonctionnement aléatoire des méristèmes de la plante.

Elle permet -la détermination des lois régissant les processus de croissance, de mortalité et de ramification du cacaoyer, communes au tronc et aux rameaux plagiotropes.

-la détermination des paramètres de croissance dont les valeurs évoluent du tronc (A1) aux rameaux (A4).

-de cerner de façon précise la mise en place de la couronne dans le temps.

Ces résultats ouvrent de nouvelles perspectives débouchant sur la simulation du devenir de cacaoyères sur plusieurs années.



Mots clés: architecture - cacaoyer - couronne - croissance - modélisation.